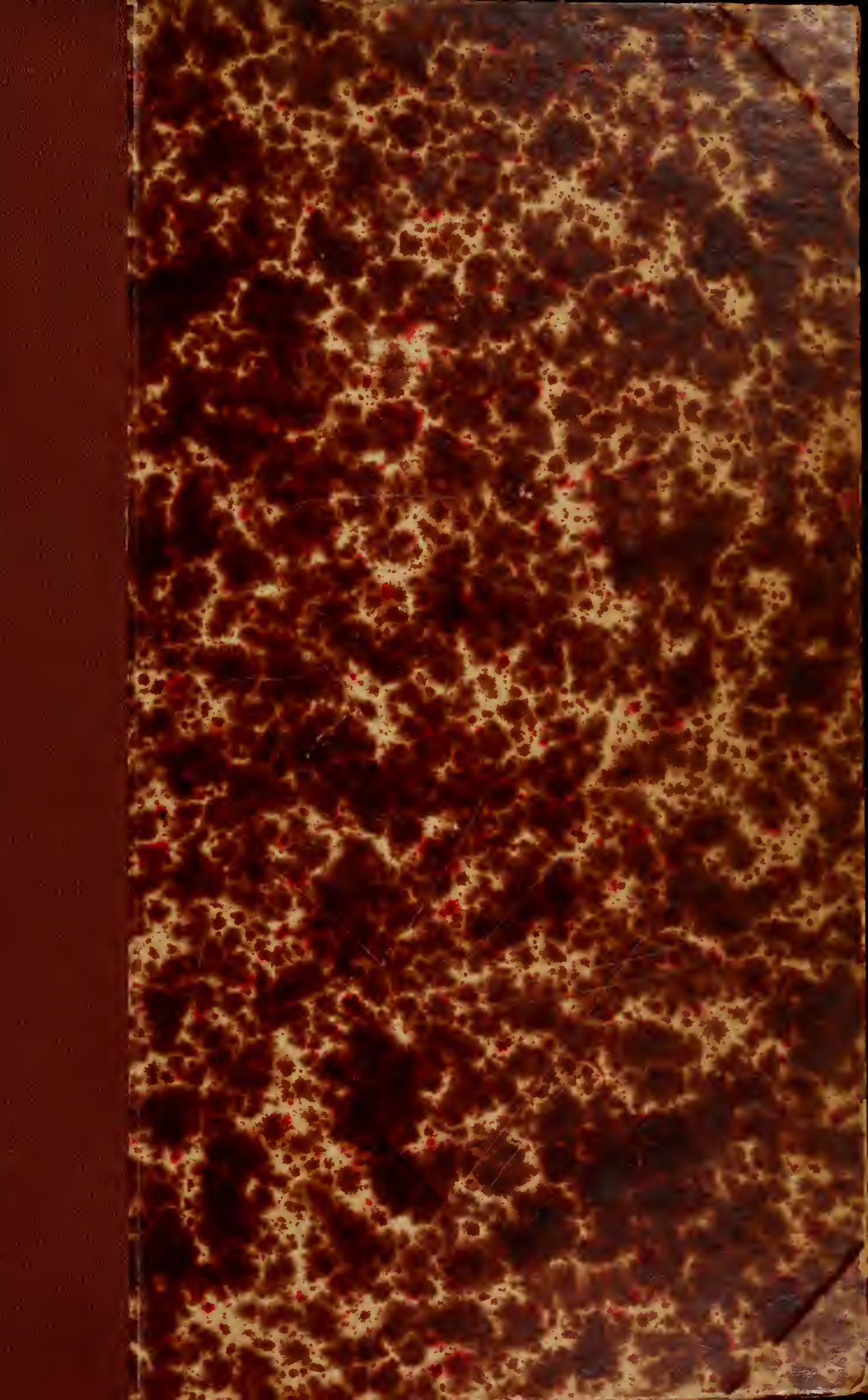
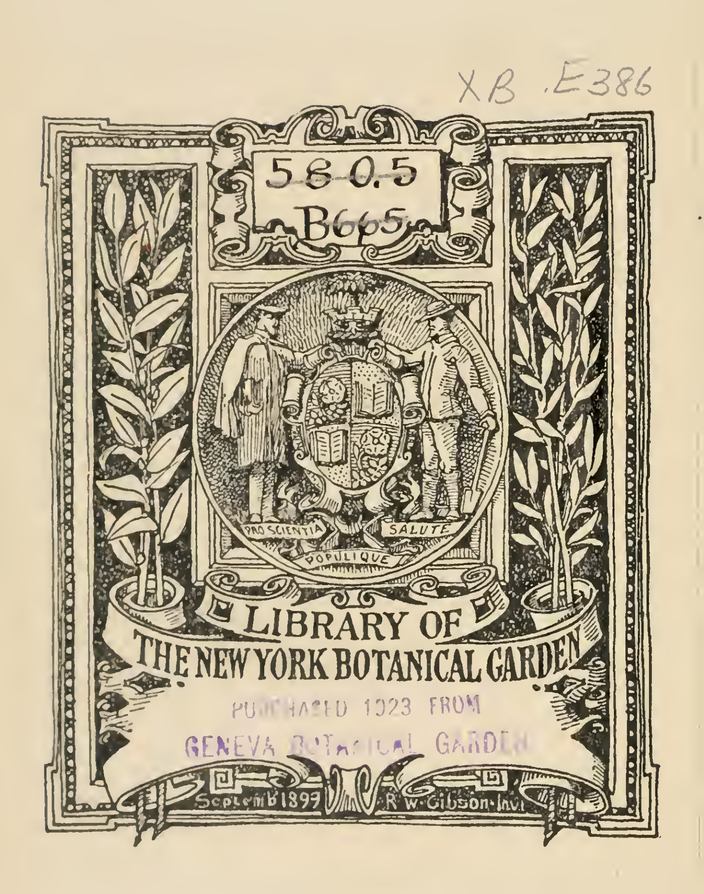



580.5
B665
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PURCHASED 1923 FROM
GENEVA BOTANICAL GARDEN
Septemb 1899
R.W. Gibson Inv





Beihefte
zum
Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben
von
Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. F. G. Kohl
in Berlin. in Marburg.

Band XVII.
Mit 8 Tafeln und 144 Abbildungen im Text.



Jena.
Verlag von Gustav Fischer.
1904.



Inhalt.



Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. Oscar Uhlworm in Berlin und **Prof. Dr. F. G. Kohl** in Marburg.

Band XVII. — Heft 1.

Mit 2 Tafeln und 27 Abbildungen im Text.

Inhalt:



Jena
Verlag von Gustav Fischer.
1904.

✓

Première contribution à la flore bryologique de la Corée.

Par

Jules Cardot.

Avec 27 figures en texte.

De tous les pays d'Extrême-Orient, la Corée est peut-être celui qui est resté le plus obstinément fermé aux étrangers. Depuis quelques années seulement, elle commence à s'entrouvrir; convoitée à la fois par le Japon et par la Russie, elle est entraînée, lentement mais fatalement, dans le mouvement de la civilisation.

A l'heure actuelle, on ne possède encore que de bien rares renseignements sur sa faune et sa flore, et jusqu'ici, on ne connaissait absolument rien de sa végétation bryologique. Aussi ai-je été très heureux de recevoir, l'année dernière, par l'entremise de M. l'abbé Hue, le savant lichénologue, une petite collection de Mousses récoltées dans ce mystérieux pays par l'infatiguable explorateur du Japon, M. l'abbé Faurie.

Cette collection, faite du mois de juin au mois d'octobre 1901, comprend 147 nos., qui m'ont fourni un total de 98 espèces, provenant des sept localités suivantes: Fusan, Hpyeng-Yang, Kang-Ouen-To, Mokpo, Ouen-San, Seoul et Syou-Ouen.

Bien que ce chiffre de 98 espèces ne représente certainement qu'une faible partie de la flore bryologique de la Corée, nous pouvons cependant déjà tirer de l'étude de cette petite collection quelques déductions intéressantes.

La position géographique de la Corée, entre la mer Jaune et la mer du Japon, devrait, semble-t-il, lui assurer un climat presque insulaire. Il n'en serait cependant pas ainsi, d'après Elisée Reclus, et le climat coréen participerait plutôt au climat continental de la Chine et de la Mandchourie[1]. Mais il est permis de douter que cette assertion soit complètement exacte. S'il est probable que le nord de la Corée est, en effet, soumis aux mêmes conditions climatériques que la Mandchourie, il ne

---

[1]) Nouvelle Géographie universelle, t. VII, p. 663.

paraît pas qu'il en soit de même de toute la partie péninsulaire, car, à en juger du moins d'après les Mousses récoltées par l'abbé Faurie, la flore de cette région a les plus grands rapports avec celle du Japon: sur 98 espèces, plus de 50 se retrouvent dans l'archipel japonais, tandis qu'une vingtaine seulement sont communes à la Corée et à la Chine; et encore faut-il observer que sur les premières, la moitié sont des types japonais, tandis que, parmi les secondes, il n'y a qu'une demi-douzaine de types chinois, les autres existant aussi au Japon. Il est vrai que la flore bryologique de la Mandchourie est encore à peu près inconnue; lorsqu'elle aura pu être étudiée, nul doute que le nombre des espèces communes à la Chine et à la Corée ne s'accroisse dans une forte proportion.

On sait qu'un assez grand nombre de types nord-américains se retrouvent au Japon. Il en est de même en Corée, où nous constatons les espèces suivantes:

Brothera Leana C. Müll.
Grimmia pensilvanica Schw.
Rhacomitrium varium L. et J.
Philonotis radicalis Brid.
Mnium glabrescens Kindb.
Aulacomnium heterostichum Br. eur.
Catharinea undulata var. *altecristata* (R. et C.).
Schwetschkea denticulata (Sulliv).
Anomodon minor Fürn.
Thuidium gracile Br. eur.
Entodon compressus C. Müll.
Hypnum hispidulum Brid.

Chose singulière, à part le *Rhacomitrium varium* et le *Mnium glabrescens*, qui appartiennent à la flore du versant occidental, toutes ces espèces n'existent en Amérique que dans les territoires situés à l'Est des Rocheuses. — Si nous ajoutons à ces 12 espèces américaines celles qui vivent aussi dans presque toutes les parties froides ou tempérées de l'ancien continent, nous arrivons à un total de 28 espèces communes à la Corée et à l'Amérique du Nord.

Ajoutons que 18 des espèces coréennes se retrouvent encore en Sibérie, 14 au Caucase, 10 dans l'Himalaya, 2 à Java et une seule au Yunnan.

Enfin, les espèces endémiques sont au nombre de 27, toutes nouvelles, auxquelles on peut ajouter 8 variétés d'espèces existant ailleurs. Il est probable, toutefois, que certaines de ces espèces nouvelles se retrouveront soit au Japon, soit en Chine.

Charleville, 2 novembre 1903.

Sphagnaceae. [1]

1. *Sphagnum imbricatum* Hornsch. mss. Russ. Beitr. zur Kenntn. der Torfm. p. 21, var. *sublaeve* Warnst. in Hedwigia, 1889, pp. 369—370, *forma densissima* Warnst.

Hpyeng-Yang (no. 90, ster.).

[1] A cl. Warnstorf determinatae.

Distrib.: Europe; Amérique du Nord; Amérique du Sud: île Chiloe; Asie: Caucase, Sibérie, Kamtschatka.

2. ***Sphagnum microporum*** Warnst. sp. nova. — Molle, pallide vel lutescenti-viride, habitu magnitudineque *S. subsecundo* vel formis minoribus *S. rufescentis* simile. Rami subsimiles, pro more 4 in singulo fasciculo, quorum 2 arcuato-patuli et 2 penduli ad caulem plus minus appressi, omnes graciles, attenuati. Caulis 8—10 centim. longus, parce divisus, cellulis epidermicis teneris unistratosis, bene distinctis, cylindro lignoso pallide fusco, e 3 vel 4 stratis stereidarum composito. Folia caulina parva, appressa, e basi lata minute auriculata breviter deltoideo-lingulata, obtusa, 0,8—1 millim. longa, 0,5—0,6 millim. basi lata, caviuscula, apice integro vel medio minute eroso, leucocystis superioribus plus minus fibrosis et porosis, marginalibus angustioribus sed limbum distinctum non efformantibus. Folia ramorum divergentium pro more leniter subsecunda, concava, ovato- vel oblongo-lanceolata, saepe falcatula, 1,2—1,6 millim. longa, 0,5—0,75 millim. lata, e cellulis linearibus elongatis, biseriatis distincte anguste limbata, marginibus inflexis superne canaliculata, apice obtusulo truncatulove, integro vel minute denticulato. Chlorocystae in sectione transversali anguste dolioliformes, utraque pagina inter leucocystas emergentes. Leucocystae elongatae, angustae, fibris crassis, poris minimis valde annulatis in parte superiore paginae dorsalis secundum chlorocystas sat numerosis, in pagina ventrali nullis vel rarissimis. Folia ramorum pendulorum longius acuminata, laxius reticulata.

Ouen-San (no. 61, ster.).

Cette Sphaigne se distingue facilement du *Sph. subsecundum* (Nees) Limpr. et des petites formes du *Sph. rufescens* (Nees et Hornsch.) Warnst. dont elle a l'aspect, par ses pores très petits et ne formant pas de rangées régulières le long des cellules chlorophylleuses. En outre, dans le *Sph. rufescens*, les feuilles caulinaires sont généralement plus grandes, et dans le *Sph. subsecundum*, elles présentent une large bordure de cellules étroites, qui est peu distincte dans le *Sph. microporum*.

Fig 1. *Sphagnum microporum*. *a*, feuille caulinaire × 26; *b*, *c*, feuilles raméales × 26; *d*, tissu d'une feuille raméale, vu par la face dorsale × 270.

Weisiaceae.

3. ***Anoectangium coreense*** Card. sp. nova. — Dense cespitosum, humile, lutescenti-viride. Caulis gracilis, tenellus,

erectus, 10—20 millim. longus, simplex vel plus minus divisus, apice clavatulus. Folia madida erecto-patentia, sicca contorto-crispula, minuta, 0,8—1,35 millim. longa, 0,15—0,2 millim. lata, lineari-lanceolata, sensim acute acuminata, nervo percurrente vel breviter excurrente dorso papilloso carinata, marginibus planis subundulatis integris, tantum magno augmento papillis prominulis subtiliter crenulatis, cellulis subrotundis vel subhexagonis pluripapillatis, inferioribus laevibus, quadratis vel breviter rectangulis, parietibus vix incrassatis Caetera ignota.

Hpyeng-Yang (nos. 89 et 93, ster.).

Cette espèce nouvelle est voisine des *A. Stevensii* Ren. et Card. et *laetum* Ren. et Card., du Sikkim; elle s'en distingue

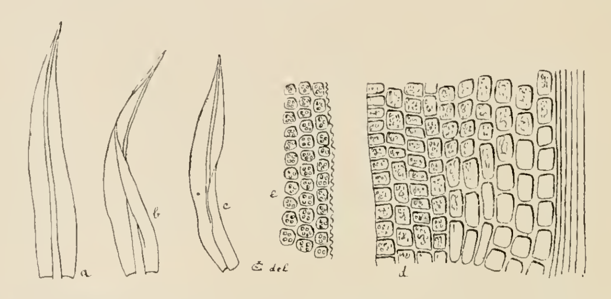


Fig. 2. *Anoectangium coreense.* *a*, *b*, *c*, feuilles × 26; *d*, tissu de la partie inférieure de la feuille × 270; *e*, tissu de la partie supérieure × 270.

par son tissu foliaire formé de cellules un peu plus grandes, plus distinctes, moins chargées de papilles et à parois beaucoup moins épaissies dans la partie basilaire de la feuille; elle a, en outre, les feuilles plus étroites que celles de l'*A. Stevensii*, mais plus larges que celles de l'*A. laetum*. Une autre espèce, l'*A. laxum* C. Müll., du Schen-Si, a aussi des rapports avec l'*A. coreense*, mais elle s'en éloigne par son port plus robuste et par ses feuilles plus grandes, plus longues, d'un tissu plus obscur, plus papilleux et formé, dans la partie basilaire, de cellules à parois plus épaissies.

4. *Weisia platyphylla* Broth. in Hedwigia, 1899, p. 205.

Syou-Ouen (nos. 113 et 122, c. fruct.).

Distrib.: Japon.

5. ***Dicranoweisia Fauriei*** Card. sp. nova. — Dense pulvinatum, olivaceo-viride. Caulis brevis, plerumque simplex, 5—8 millim. longus. Folia madida patentia apice saepe incurva, sicca flexuoso-crispata, e basi ovata sat subito in laminam lineari-acuminatam acutam vel subacutam constricta, 2—2,6 millim. longa, 0,3—0,5 millim. basi lata, marginibus planis, superne pro more remote denticulatis, costa valida subexcurrente apicem versus dorso asperula, cellulis inferioribus magnis, laxis, rectangulis, subhyalinis, sequentibus minoribus quadratis, caeteris mi-

nutis, quadrato-rotundatis, bistratosis et secus margines saepe tristratosis, utraque pagina leniter convexis. Caetera desunt.

Fusan (no. 83, ster.).

Diffère des petites formes courtes et compactes du *D. Bruntoni* Sch. par ses feuilles assez brusquement élargies à la base et planes aux bords, et par les cellules de la partie étroite de la feuille disposées partout en 2 couches, ce qui n' a généralement lieu que sur les bords dans l'espèce voisine. La structure de la nervure du *D. Fauriei* est identique à celle du *D. Bruntoni*: sur une section transversale, elle présente 4 à 6 eurycystes, recouvertes de chaque côté par 2 ou 3 couches de stéréïdes et de substéréïdes.

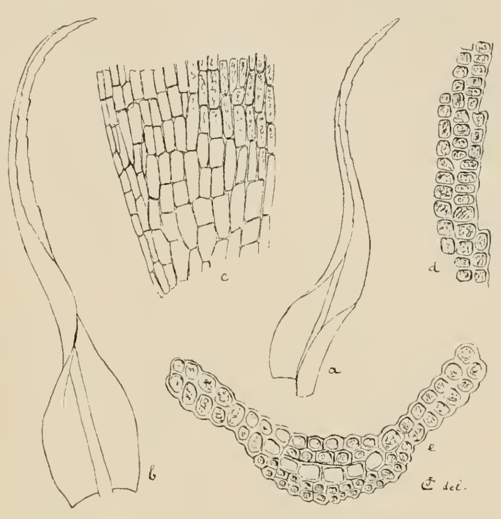


Fig. 3. *Dicranoweisia Fauriei.*
a, *b*, feuilles × 26; *c*, tissu basilaire de la feuille × 138; *d*, tissu marginal, dans la partie supérieure de la feuille × 270; *e*, section transversale de la feuille, dans la partie supérieure × 270.

D'un autre côté, on ne peut pas confondre le *D. Fauriei* avec les formes contractées du *D. crispula* Lindb., à cause de ses feuilles généralement denticulées, à base élargie, dépourvues de cellules alaires distinctes, et de ses cellules supérieures disposées en 2 couches.

Dicranaceae.

6. *Cynodontium crispifolium* (Mitt.) Jaeg. Adumbr. I, p. 634. (*Didymodon crispifolius* Mitt. in Journ. Linn. Soc. VIII, p. 148. *Oncophorus crispifolius* Mitt. in Trans. Linn. Soc. ser. 2, III, part. 3, p. 158).

Syou-Ouen (no. 115, ster.).

Distrib.: Japon.

Cet échantillon est stérile, mais j'ai pu le comparer à un bon spécimen fertile, récolté au Japon par J. Bisset, et qui m' a été communiqué par M. Brotherus.

7. ***Trematodon flaccidisetus*** Card. sp. nova. — Gregarius vel laxe cespitosus. Caulis brevissimus, simplex vel parce divisus, 1—5 millim. longus. Folia madida flexuose erecto-patentia, sicca crispata, inferiora 1—1,5 millim. longa, e basi oblonga 0,15—0,2 millim. lata sensim subulata, superne majora,

superiora 2—2,5 millim. longa, e basi subvaginante 0,3—0.35 m. lata abrupte in subulam elongatam obtusulam contracta, omnia canaliculata, apicem versus serrulata, plerumque dorso noduloso-rugulosa, marginibus incrassatis planis vel inferne reflexis. costa lata percurrente. cellulis rectangulis subquadratisve, marginalibus bistratosis, inferioribus majoribus, laxioribus, oblongis. Folia perichaetialia basi vaginante longiore laxius reticulata. Capsula in pedicello flaccido, valde flexuoso, pallide stramineo. 10 ad 15 millim. longo, oblongo-cylindrica, arcuatula, operculo longe et oblique subulirostro, collo angusto. flaccido, 3—4 millim. longo, nunc basi strumuloso, nunc in pedicello fere sensim defluente. Annulus latus, revolubilis, e duplici vel triplici cellularum serie compositus. Peristomii dentes purpurei, lanceolato-subulati, anguste fissi, longitudinaliter valde striati, basi laeves, caeterum papillosi. Sporae verrucosae, diam. 20—25 μ. Flores masculi ignoti. Forsan dioicus.

Kang-Ouen-To (no. 55, c. fruct.).

Une coupe transversale de la nervure faite vers le milieu de la feuille présente un arc d'eurycystes recouvert sur la face dorsale par une zone de stéréïdes et par une couche de cellules épidermiques plus ou moins différenciées, et sur la face ventrale, par un seul faisceau étroit de stéréïdes, qui n' occupe que la partie médiane de l'arc et ne recouvre qu'un ou deux eurycystes, de sorte que, de chaque côté de ce faisceau, les autres eurycystes sont épidermiques. Dans le bas de la nervure, le faisceau ventral de stéréïdes disparaît complétement et toutes les eurycystes sont épidermiques.

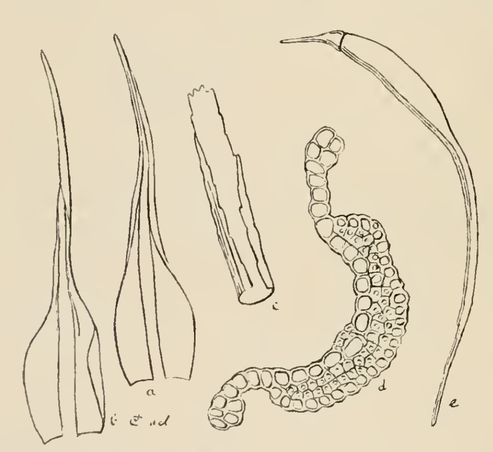


Fig. 4. *Trematodon flaccidisetus.* *a, b*, feuilles × 26; *c*, pointe d'une feuille × 138; *d*, section transversale d'une feuille vers le milieu × 270; *e*, capsule × 6.

Ce *Trematodon* est fort voisin du *T. drepanellus* Besch., du Japon, mais celui-ci a le pédicelle et le col de la capsule notablement plus longs, le premier de ces organes atteignant 2,5 à 3 centimètres, et le second 7 ou 8 millimètres. Néanmoins, les affinités de ces deux plantes sont tellement étroites, que je ne serais pas étonné que la Mousse coréenne ne soit qu'une variété ou une race régionale de l'espèce japonaise. Cependant, en l'absence de formes de transition, il m' a paru préférable de la décrire comme espèce distincte.

Une autre espèce japonaise, le *T. campylopodinus* Besch. peut être également comparée au *T. flaccidisetus*: elle s'en distingue toutefois très facilement par son pédicelle plus ferme et moins flexueux, par son col plus court, ne mesurant que 1,5 à 3 millimètres, et par sa nervure excurrente.

8. *Dicranum Mayrii* Broth. in Hedwigia. 1899, p. 207.

Ouen-San (sub no. 4, parcissime et ster.).

Distrib.: Japon.

9. *Campylopus japonicus* Broth. in Hedwigia, 1899, p. 207.

Var. ***fusco-viridis*** Card. var. nova. — A forma typica japonica differt: cespitibus superne viridibus, caule breviore parce radiculoso cellulisque longioribus, angustioribus, sublinearibus.

Ouen-San (no. 18; no. 27. forma juvenilis; ster.).

M. Brotherus (loc. cit.) compare son espèce au *C. Schwarzii* Sch. qu'elle rappelle en effet par son aspect extérieur, mais la structure anatomique de sa nervure la rapproche davantage des *C. fragilis* Br. eur. et *Mildei* Limpr. Cette nervure présente, en section transversale. un épiderme ventral formé d'une couche de cellules à parois minces, à lumière très grande, surtout dans le sens radial, puis un arc d'eurycystes, recouvert extérieurement par des faisceaux de stéréïdes et par une couche de substéréïdes plus ou moins saillantes sur la face dorsale, où elles forment parfois des lamelles rudimentaires.

10. *Brothera Leana* (Sulliv.) C. Müll. apud Paris, Index bryol. p. 155. (*Campylopus Leanus* Sulliv. Moss. of Un. St. p. 19 et Icon. Musc. p. 29, tab. 18. *Brothera Ankarcronae* C. Müll. apud Kindb. Enum. p. 105. *Brothera japonica* Broth. apud Paris, Index bryol. p. 155).

Ouen-San (no. 4 in parte, c. fruct.).

Distrib.: Amérique du Nord: Etats-Unis du Centre et de l'Est; Japon, Mandchourie, Himalaya.

Je pense que c'est avec raison que M. Brotherus réunit maintenant le *Brothera japonica* au *Campylopus Leanus* de l'Amérique du Nord (Pflanzenfamilien, Musci, p. 329), car il ne paraît exister aucune différence appréciable, ni morphologique, ni anatomique entre les deux plantes. La structure de la nervure, notamment, est exactement conforme sur les spécimens japonais et coréens à celle que l'on observe sur les échantillons provenant des Etats-Unis. Seulement, les premiers, habituellement fertiles, ne présentent pas les propagules que l'on trouve presque toujours sur la plante américaine qui, à ma connaissance du moins, n'a pas encore été trouvée en fructification.

La dispersion de cette espèce est des plus singulières.

Leucobryaceae.

11. *Leucobryum galeatum* Besch. in Journ. de bot. 1898.

Fusan (no. 126, ster.). Ouen-San (no. 127, ster.). Syou-Ouen (no. 129, ster.).

Forma longifolia: caulibus et foliis longioribus. Syou-Ouen (no. 130, ster.).

Distrib.: Chine: Hong-Kong.

12. *Leucobryum brevicaule* Besch. loc. cit.

Seoul (no. 128, ster.).

Distrib.: Japon.

Il m'est impossible de séparer de cette espèce le *L. humile* Broth. apud Bescherelle, loc. cit. Les différences indiquées par M. Bescherelle ne sont pas constantes et la structure anatomique est absolument identique dans les deux plantes.

Fissidentaceae.

13. *Fissidens gymnogynus* Besch. in Journ. de bot. 1898.

Ouen-San (no. 16, ster.).

Distrib.: Japon.

Cet échantillon est bien identique à ceux récoltés à Sangantoge par l'abbé Faurie. Il présente, comme ceux-ci, des archégones nus à l'aisselle des feuilles.

Pottiaceae.

14. *Barbula paludosa* Schleich. cent. 3, no. 23; Schw. Suppl. I, I, p. 124, t. XXX.

Var. ***corensis*** Card. var. nova. — A forma typica differt: caulibus minus rigidis, foliis siccitate magis crispatis, apice integris, capsula angustiore dentibusque peristomii tantum semel contortis.

Fusan (no. 74, c. fruct.).

Les caractères que je viens d'indiquer ne me paraissent pas suffisants pour permettre d'établir une distinction spécifique entre cette forme et le *B. paludosa*, qui a parfois les feuilles entières et dont la capsule est plus ou moins épaisse.

Le type est disséminé dans toutes les régions montagneuses de l'Europe moyenne; on l'a signalé aussi en Algérie.

Syrrhopodontaceae.

Theriotia Card. gen. nov.

Folia e basi oblonga longe loriformia, alis brevibus elimbatis. Costa latissima, carnosula, longissime excurrens, cellulis heteromorphis composita: chlorocystis epidermicis et in strato singulo interno, substereidis epidermicis in medio dorso costae, et leucocystis internis pluristratosis. Fructificatio ignota.

15. ***Theriotia lorifolia*** Card. sp. nova. — Dense cespitosa, obscure viridis. Caulis brevis, simplex, 3—5 millim. altus. Folia madida erecto-patentia, sicca flexuosa vel subcrispata, e basi brevi oblonga longissime loriformia, obtusula, saepe apice effracta. 6—8 millim. longa, vix 0,5 millim. basi lata, marginibus

inferne sinuatis vel obsoletissime denticulatis, caeterum integerrimis, cellulis inferioribus laxis, hyalinis, subrectangulis, sequentibus minutis, quadratis vel transverse rectangulis, chlorophyllosis, laevibus, costa latissima, carnosula, totam partem loriformem formante, igitur longissime excurrente, in sectione transversali elliptico-depressa, dorso convexa, ventro inferne saepius aliquantulum canaliculata, superne plana vel subplana, multistratosa: cellulis heteromorphis, aliis epidermicis et in strato singulo interno continuo minutis, quadratis, chlorophyllosis (chlorocystis), aliis internis majoribus, teneris, vacuis (leucocystis), aliis tandem

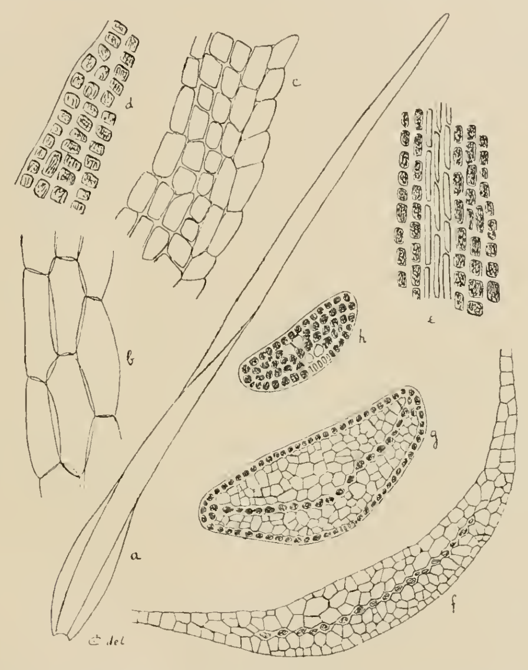


Fig. 5. *Theriotia lorifolia.* *a*, feuille × 13; *b*, tissu basilaire, *c*, tissu moyen, et *d*, tissu supérieur d'une des ailes × 270; *e*, tissu de la nervure sur le dos, montrant le faisceau de substéréides × 270; *f*, section transversale à la base, *g*, au milieu, et *h*, au sommet d'une feuille × 270.

epidermicis medio dorso costae angustis, elongatis, parietibus incrassatis lutescentibus (substereidis), cellulis epidermicis tam ventralibus quam dorsalibus basin versus deficientibus. Caetera ignota.

Ouen-San (no. 136, ster.).

Cette singulière Mousse me paraît devoir constituer un genre nouveau, que je dédie à mon ami et collaborateur M. I. Thériot. Par le port et la forme des feuilles, elle rappelle assez les *Syrrhopodon* du sous-genre *Calymperidium* et les *Calymperes* de la section *Machrimanta*, mais en diffère essentiellement par

les caractères histologiques de la feuille. Comme dans les *Leucobryacées*, celle-ci est formée en majeure partie par la nervure; le limbe est réduit à deux ailes courtes, n'atteignant guère que le cinquième de la longueur totale de la feuille, formées de cellules lâches, hyalines, se raccourcissant graduellement vers le haut, où elles sont petites, carrées et chlorophylleuses.

La nervure, très large, occupe entièrement toute la partie linéaire. Sur une section transversale faite vers le milieu, on trouve successivement: un épiderme ventral, formé de petites cellules chlorophylleuses (chlorocystes), une zone de plusieurs couches de grandes cellules vides, à parois minces (leucocystes), un arc interne et continu de chlorocystes, une seconde zone de leucocystes, et enfin un épiderme dorsal formé de deux sortes d'éléments: sur les côtés, ce sont des chlorocystes semblables à celles de l'épiderme ventral, tandis qu'au milieu, on trouve plusieurs séries de cellules allongées, linéaires, scléreuses et jaunâtres (substéréïdes). Lorsque l'on examine la feuille par la face dorsale, ces cellules scléreuses forment un faisceau plus pâle, que l'on pourrait prendre pour la nervure elle-même.

Vers le milieu de la longueur de la feuille, on compte, sur une section transversale, de 10 à 13 couches de cellules; dans la partie inférieure, il n'y en a plus que 7 à 9, et la différenciation des éléments épidermiques s'atténue graduellement et devient tout-à-fait nulle à la base, mais l'arc interne de chlorocystes reste bien distinct. Dans le haut, le nombre des couches de cellules diminue également, par suite de la réduction du nombre des éléments internes à grande lumière, qui, vers la pointe, sont réduits à 3 ou 4 cellules, ou même disparaissent complétement, de sorte que la section, à ce niveau, peut ne plus comporter que des chlorocystes et des substéréïdes.

La structure de cette nervure rappelle en somme beaucoup celle des *Exodictyon* de la section B; mais chez ces derniers, les cellules épidermiques sont uniformes et papilleuses, les chlorocystes internes sont plus petites, à parois plus épaisses, les feuilles sont pourvues d'un margo bien différencié, et le limbe ne présente que des leucocystes, sans trace d'éléments chlorophylleux.

En l'absence de la fructification, les véritables affinités de cette curieuse Mousse restent un peu douteuses. Je crois cependant que sa place est dans les *Syrrhopodontacées* (*Calymperaceae* Auct.); ce serait un nouveau chaînon reliant cette famille aux *Leucobryacées* par l'intermédiaire du genre *Exodictyon*.

Grimmiaceae.

16. *Grimmia pennsilvanica* Schw. Suppl. I, I, p. 91, t. XXV.

Kang-Ouen-To (no. 48, c. fruct.). Fusan (no. 76, ster.). Syou-Ouen (nos. 123 et 125 in parte, ster.). Sine loco (nos. 133, 138 in parte, ster.).

Distrib.: Canada, Etats-Unis de l'Est et du Centre, Japon.

17. *Rhacomitrium varium* (Mitt.) Lesq. et Jam. Man. p. 150. (*Grimmia varia* Mitt. in Journ. Linn. Soc. VIII, p. 121).

Ouen-San (no. 23, ster.).

Distrib.: Amérique septentrionale occidentale.

Cette espèce est nouvelle pour l'Asie.

18. *Hedwigia ciliata* Ehrh. apud Hedw. Desc. I, p. 107, tab. 40.

Var. *viridis* Br. eur. fasc. 29/30, p. 5, t. II δ.

Kang-Ouen-To (no. 51, c. fruct.). Syou-Ouen (no. 114, ster.). Sine loco (no. 138, ster.).

Distrib.: le type est cosmopolite; la var. *viridis* en Europe, dans l'Amérique septentrionale, en Algérie, en Chine et au Japon.

Var. ***microcarpa*** Card. var. nova. — A forma typica differt: capsula dimidio minore et sicca sub orificio valde constricta. Folia pilo brevi instructa.

Fusan (no. 79, c. fruct.).

19. *Ptychomitrium sinense* (Mitt.) Jaeg. Adumbr. I, p. 382 (*Glyphomitrium sinense* Mitt. in Journ. Linn. Soc. VIII, p. 149).

Syou-Ouen (no. 125, c. fruct.).

Distrib.: Chine orientale, Japon.

Orthotrichaceae.

20. ***Macromitrium (Macrocoma) consanguineum*** Card. sp. nova. — Gracile, fusco-viride. Caulis repens, 2—3 centim. longus, irregulariter pinnatus, ramis brevibus, strictulis, siccitate teretibus. Folia conferta, madida erecto-patentia, sicca appressa, imbricata, parva, circa 1 millim. longa et 0,3 millim. basi lata, ovato- vel oblongo-lanceolata, late et obtusiuscule acuminata, marginibus basin versus, saltem uno latere, reflexis, caeterum planis et integris, costa rufescente, dorso rotundata, subpercurrente, cellulis breviter ovoideis subrotundatisve, intimis juxta costam oblongis vel sublinearibus, margines versus saepe transverse dilatatis, omnibus nunc laevibus, nunc convexo-papillosis, parietibus incrassatis. Capsula in pedicello laevi, pallide flavido, brevi, 2 millim. longo, erecta, oblonga, vacua versus os angustata et sicca plicata. Vaginula longe pilosa. Calyptra pilis aureis numerosis obtecta. Caetera desunt.

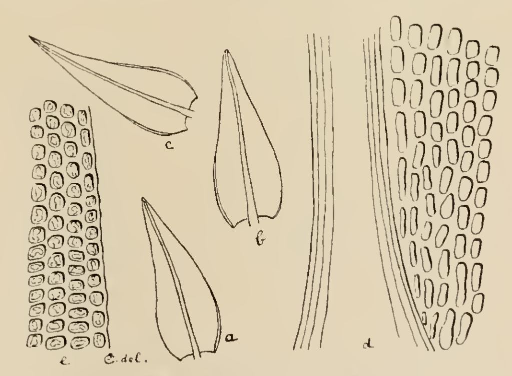


Fig. 6. *Macromitrium consanguineum.* *a*, *b*, *c*, feuilles × 26; *d*, tissu basilaire dans le voisinage de la nervure × 270; *e*, tissu vers le milieu de la feuille × 270.

Ouen-San (inter no. 2 parcissime, et sub no, 142, c. fruct. juvenil. et una capsula matura).

On ne connaissait jusqu'ici en Asie que deux espèces de la section *Macrocoma*: les *M. Perrottetii* et *squarrosulum* C. Müll., des Nilgherris. La découverte d'une nouvelle espèce de ce groupe dans le domaine sino-japonais est donc fort intéressante. Cette Mousse diffère des deux espèces de l'Inde par ses feuilles plus étroites et par son pédicelle très court, et les mêmes caractères la séparent également du *M. eucalyptorum* Hpe. et C. Müll. d'Australie et de la Nouvelle-Zélande. Mais ces diverses espèces, ainsi que plusieurs autres de la même section, appartenant au Sud de l'Afrique et aux terres du Pacifique, ont entre elles de telles affinités, qu'il est permis de se demander si ce ne sont pas simplement des races régionales d'un seul et même type.



Fig. 7. *Macromitrium clastophyllum.* *a*, *b*, feuilles × 26; *c*, tissu basilaire de la feuille × 270; *d*, tissu vers le tiers inférieur et *e*, tissu dans le haut de la feuille × 270.

21. ***Macromitrium** (Eumacromitrium)* ***clastophyllum*** Card. sp. nova. — Dense cespitosum, fusco-lutescens. Caulis repens, appressus, 5—8 centim. longus, ramis confertis, ascendentibus, clavatis, crassis, simplicibus vel parce et breviter ramulosis. Folia densissima, madida erecto-patentia, sicca contorto-crispata, 2.5 ad 3 millim. longa, 0,35—0,4 millim. basi lata, maxime fragilia, lineari-lanceolata, in acumen loriforme, incurvatum, saepissime effractum longe protracta, basi plicata, marginibus planis et integris, costa apice dilatata longe excurrente, cellulis tertiae partis inferioris translucentibus, laevibus, incrassatis, infimis linearibus, sequentibus rotundato-quadratis, caeteris rotundatis, papillosis, valde opacis et indistinctis. Caetera desunt.

Seoul (no. 94, ster.).

Cette espèce, qui paraît voisine du *M. caducipilum* Lindb., de la Nouvelle-Zélande, est très facile à reconnaître, parmi les espèces asiatiques, à ses feuilles, terminées par une longue pointe linéaire, presque entièrement formée par la nervure dilatée et excurrente, mais presque toujours brisée. C'est généralement vers les deux tiers supérieurs que les feuilles se cassent, et telle est leur fragilité que c'est seulement à l'extrémité des rameaux que l'on peut trouver quelques jeunes feuilles entières.

22. *Macromitrium (Eumacromitrium) insularum* Sulliv. et Lesq. in Proceed. Am. Acad. 1859, p. 278 (?).

Ouen-San (nos. 2 et 144, ster.). Seoul (sub no. 94, parce, ster.).

En l'absence d'un spécimen authentique de l'espèce japonaise, ce n'est qu'avec doute que j'y rapporte ces échantillons incomplets; toutefois, M. Salmon, qui a examiné l'un de ces échantillons, m'écrit qu'il correspond en effet assez exactement, quant aux caractères végétatifs, avec des spécimens figurant dans les collections de Kew sous le nom de *M. insularum*, d'après une détermination de M. Mitten.

23. ***Macromitrium (Dasymitrium) bathyodontum*** Card. sp. nova. — Monoicum, laxiuscule cespitosum, cespitibus humilibus, sordide fusco-viridibus. Caulis repens, 5—8 centim. longus, ramis breviusculis erectis, simplicibus vel parce ramulosis. Folia conferta, sicca circinato-incurva, madida erecto-patentia apice

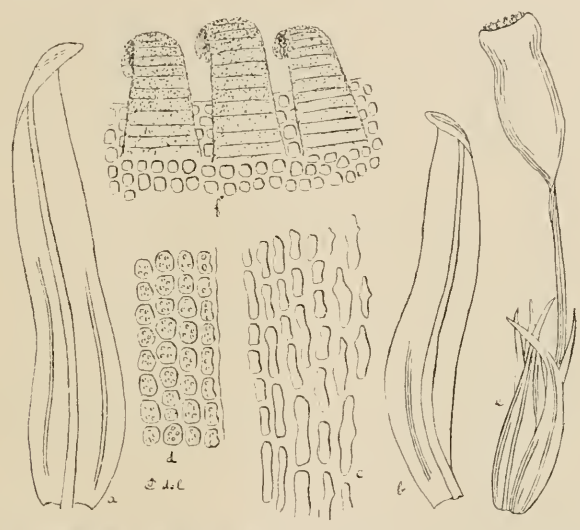


Fig. 8. *Macromitrium bathyodontum*. *a*, *b*. feuilles × 26; *c*, tissu de la partie basilaire de la feuille × 270; *d*, tissu dans le haut de la feuille × 270; *e*, capsule et périchèze × 13; *f*, fragement du péristome, vu par la face interne × 138.

incurva, 2—2,5 millim. longa, 0,35—0,45 millim. inferne lata, elongate ligulata, basi plicatula, apice plus minus obtuso, marginibus integris undique planis vel basin versus parce reflexis, costa rufescente subpercurrente, cellulis hexagono-rotundatis subquadratisve, pluripapillosis, inferioribus oblongis et linearibus, pellucidis, laevibus, parietibus incrassatis. Folia perichaetialia e basi subvaginante late lanceolata longe et anguste acuminata, cellulis ovoideis, inferioribus linearibus. Vaginula longe pilosa. Capsula in pedicello laevi, pallide rubente, 2 millim. longo, erecta, oblonga, 1—1,5 millim. longa, 0,5 millim. crassa, leptoderma, laevis, sicca interdum plicatula, ore carnosulo pulviniformi rubro, cellulis incrassatis pluriseriatis formato. Operculum ignotum. Peristomium simplex, dentibus 16, sordide rubentibus, breviter lanceolatis, obtusis, humiditate apice reflexis, profunde infra ori-

ficium orientibus. Calyptra (tantum junior visa) magna, capsulam totam obtegens, pilis numerosis longis, citrinis hirta. Flores masculi minutissimi, gemmiformes, prope femineos nascentes.

Ouen-San (no. 32, c. fruct. vet. et juven.).

En ce qui concerne le système végétatif, cette espèce est complétement semblable au *Dasymitrium Makinoi* Broth., du Japon, dont elle se rapproche aussi par la brièveté du pédicelle; mais elle s'en distingue par sa capsule moins courte, oblongue, à parois plus minces et plus pâles, bordée à l'orifice d'une sorte de bourrelet charnu, rouge, formé de plusieurs rangées de cellules plus petites, à parois beaucoup plus épaissies et plus colorées que celles du reste du sporange, par sa coiffe couverte de poils d'un beau jaune citron, et enfin par les dents du péristome rougeâtres, insérées très profondément, ne dépassant l'orifice de la capsule que par leur moitié ou leurs deux tiers supérieurs. Dans le *D. Makinoi*, la capsule, brièvement ovale, est plus foncée, à parois plus épaisses et plus fermes, les cellules voisines de l'orifice sont à peine différenciées, les poils de la coiffe sont d'un jaune blanchâtre, et les dents du péristome, d'un gris sale, sont insérées presque à l'orifice.

24. *Macromitrium (Dasymitrium) Makinoi* (Broth.) Par. Index bryol. Suppl. I, p. 239. (*Dasymitrium Makinoi* Broth. in Hedwigia, 1899, p. 215).

Ouen-San (no. 3, c. pedicell. vet. et fruct. juven.). Fusan (nos. 81, 139, 140, c. pedicell. vet. et fruct. juven.).

Distrib.: Japon.

En l'absence de fruits en bon état c'est seulement en raison de la couleur des poils de la coiffe que je rapporte ces échantillons au *M. Makinoi* plutôt qu'à l'espèce précédente; mais il est possible que ce caractère soit variable.

25. *Macromitrium (Dasymitrium) gymnostomum* Sulliv. et Lesq. in Proceed. Am. Acad. 1859, p. 278. (*Dasymitrium gymnostomum* Lindb. in Act. Soc. sc. fenn. X, p. 229).

Fusan (no. 141, c. fruct.).

Distrib.: Japon, Chine.

26. *Aulacomitrium humillimum* Mitt. in Trans. Linn. Soc. (Bot.), 1891, p. 161.

Sine loco (no. 137, parce. c. fruct.).

Distrib.: Japon.

Funariaceae.

27. ***Physcomitrium eurystomoides*** Card. sp. nova. — Minutulum, gregarium vel laxe cespitosum, viride. Caulis brevissimus, 1—2 millim. longus. Folia patentia, inferiora 1,4—1,7 millim. longa, 0,4—0,6 millim. lata, anguste subspathulata, acute acuminata, comalia et perichaetialia majora, 2,5—3 millim. longa, 0,6—1 millim. lata, e basi angusta late spathulata, breviter acuminata, marginibus planis, basi integris, deinde remote serratis, costa sub summo apice evanida, vel percurrente, vel breviter

excurrente, cellulis parce chlorophyllosis, mediis et superioribus hexagonis, subquadratis vel breviter oblongis, marginalibus angustioribus, inferioribus majoribus rectangulis. Capsula in pedicello pallido vel pallide rubente, 2—2,5 millim. longo, minuta, erecta, subsphaerica, 0,5—0,6 millim. crassa, deoperculata et vacua hemisphaerica, cyathiformis, collo stomatibus sat numerosis instructo, operculo minute rostrato. Annulus simplex et duplex, e cellulis transverse dilatatis formatus. Sporae dense et longe papillosae, 20 μ crassae. Calyptra longirostris, basi 2—3-lobata, uno latere longius fissa. Flores masculi ignoti.

Fusan (n. 69, c. fruct.).

Cette espèce diffère du *Physcom. eurystomum* Sendtn. par ses feuilles supérieures généralement plus larges, et surtout par son tissu foliaire, formé de cellules plus courtes, les moyennes, au moins en partie, presque isodiamétriques. Sous ce rapport, il se rapproche davantage du *Ph. sphaericum* Brid., mais s'en distingue aisément par ses feuilles aiguës et assez fortement dentées.

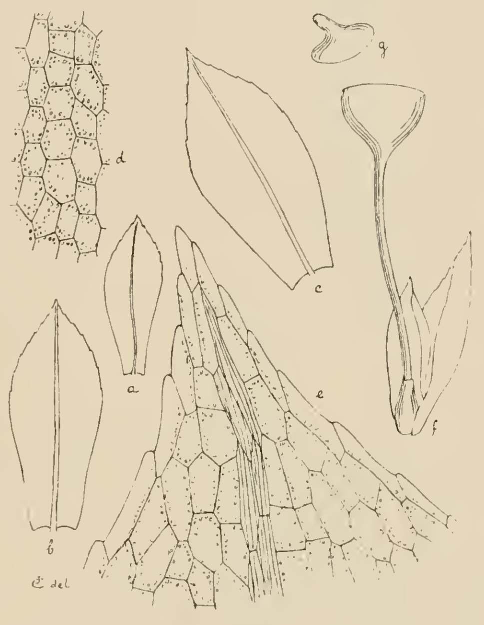


Fig. 9. *Physcomitrium eurystomoides.* *a*, feuille inférieure × 13; *b*, *c*, feuilles supérieures × 13; *d*, tissu vers le milieu de la feuille × 138; *e*, tissu du sommet × 138; *f*, capsule ouverte et périchèze × 13; *g*, opercule × 13.

28. ***Physcomitrium macrophyllum*** Card. sp. nova. — Sat robustum, laxe cespitosum, viride. Caulis 3—5 millim. altus, pro more simplex, erectus. Folia erecto-patentia, inferiora pauca parva, superiora et perichaetialia multo majora, 4—5 millim longa, 1,3—1,6 millim. lata, e basi angustata obovato-spathulata, late breviterque acuminata, marginibus planis superne remote denticulatis, costa viridi vel rufescente, nunc sub summo apice evanida, nunc percurrente vel subexcurrente, cellulis teneris, parce chlorophyllosis, inferioribus magnis, elongate subrectangularibus, caeteris multo minoribus, ovato- et oblongo-hexagonis, marginalibus biseriatis, linearibus. Capsula in pedicello pallido 10—12 millim. longo, erecta, e collo crasso brevi subsphaerica vel urceolata, deoperculata et vacua sub ore dilatato constricta, pallide fusca, circa 1 millim. crassa, operculo convexo. Annulus simplex, parum distinctus, cellulis minutis compositus. Sporae fuscae, aculeato-papillosae, 30—32 μ crassae. Flores masculi ignoti.

Syou-Ouen (no. 121, c. fruct.).

Voisin du *Ph. subacuminatum* Broth., du Japon, mais celui-ci a les feuilles oblongues-lancéolées, nullement spathulées, plus longuement acuminées, à bords entiers ou à peine sinués, les cellules plus grandes et plus longues, et le pédicelle plus allongé, atteignant 15 à 20 millimètres. Le *Ph. macrophyllum* rappelle aussi le *Ph. turbinatum* var. *Langloisii* Ren. et Card., des Etats Unis du Sud, mais il s'en distingue facilement par ses feuilles plus rétrécies à la base, plus larges au milieu et à dents moins saillantes, par les cellules marginales plus étroites et plus allongées, par la capsule plus courte, urcéolée, et enfin par l'opercule complètement dépourvu d'apicule.

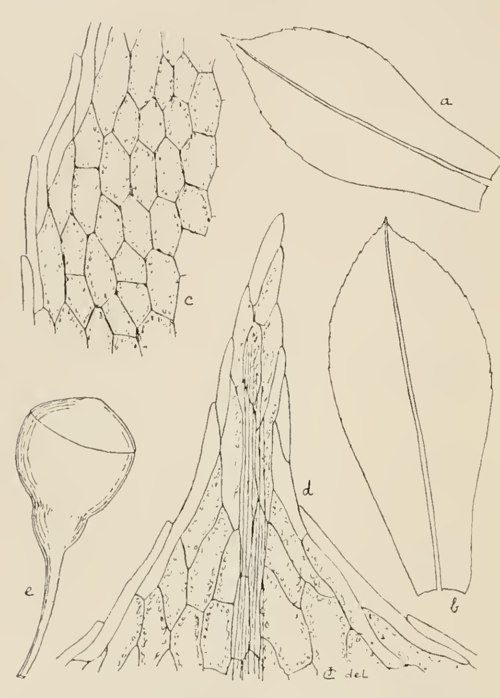


Fig. 10. *Physcomitrium macrophyllum.* *a*, *b*, feuilles × 13; *c*, tissu marginal dans la partie supérieure de la feuille × 138; *d*, tissu du sommet de la feuille × 138; *e*, capsule × 13.

M. Brotherus (Hedwigia, 1899, p. 217) attribue à son *Ph. subacuminatum* une inflorescence monoïque; mais je dois dire que, sur l'échantillon qu'il a eu l'obligeance de me communiquer, il m'a été aussi impossible de trouver de fleurs mâles que sur l'espèce nouvelle de la Corée, et je me demande si ces deux Mousses ne sont pas dioïques. Sur l'étiquette du spécimen qu'il m' a envoyé, M. Brotherus a indiqué que son espèce devrait être réunie au *Ph. japonicum* (Hedw.) Mitt.; la figure et la description de ce dernier paraissent, en effet, lui convenir. Le mode d'inflorescence de l'espèce d'Hedwig n'a pas été signalé.

Bartramiaceae.

29. ***Bartramia stenophylla*** Card. sp. nova. — Dense cespitosa, sordide lutescenti-viridis. Caulis erectus, parce divisus, dense foliosus, inferne radiculosus, 1—2 centim. altus. Folia sicca subcrispato-flexuosa, madida erecto-patentia, 2,25—3,75 millim. longa, circa 0,25 millim. inferne lata, e basi lanceolata sensim et longe acuminato-subulata, carinata, marginibus in duabus tertiis

partibus inferioribus anguste revolutis, basin versus integris, caeterum irregulariter et superne duplicato-serratis, costa breviter excurrente, dorso scabra, apicem versus dentata, cellulis inferio-

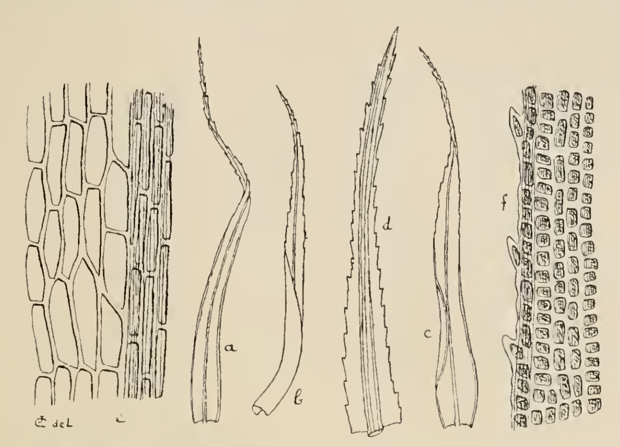


Fig. 11. *Bartramia stenophylla.* *a*, *b*, *c*, feuilles × 13; *d*, pointe d'une feuille × 60; *e*. tissu basilaire, dans le voisinage de la nervure × 270; *f*, tissu dans la partie supérieure de la feuille × 270.

ribus laxis, teneris, oblongis, subrectangulis, hyalinis, laevibus, infimis tantum nonnunquam lutescentibus, caeteris quadratis vel breviter rectangulis, parietibus incrassatis, in utraque pagina mamillosis, marginalibus bistratosis. Caetera desunt.

Syou-Ouen (no. 120, ster.).

Diffère du *B. pomiformis* Hedw. par ses feuilles plus étroites, moins fortement dentées dans le haut, à bords plus longuement révolutés, et par le tissu de la partie inférieure des feuilles hyalin et plus lâche.

30. *Philonotis marchica* Brid. Bryol. univ. II, p. 23.

Kang-Ouen-To (no. 58, ster.).

Distrib.: Europe moyenne; Asie: Caucase, Japon; Afrique: Algérie, Madère; Amérique septentrionale: Canada, Etats-Unis, Colombie anglaise.

31. *Philonotis radicalis* (Pal. Beauv.) Brid. Bryol. univ. II, p. 16. (*Bartramia radicalis* Pal. Beauv. Prodr. p. 44).

Fusan (no. 74 in parte, c. fruct.).

Distrib.: Etats-Unis du Sud.

Espèce nouvelle pour l'Asie; échantillon bien identique à ceux de l'Amérique du Nord. — Le *Philonotula Savatieriana* Besch., du Japon, est extrêmement voisin du *Ph. radicalis*; il n'en diffère que par ses tiges plus courtes, ses feuilles plus rapprochées (ce qui rend les rameaux plus épais), plus larges à la base et à cellules inférieures plus courtes, à peu près carrées. C'est par erreur que M. Bescherelle indique comme caractère distinctif l'inflorescence monoïque du *Ph. Savatieriana*, le *Ph. radi-*

calis étant également monoïque. (Cfr. Sullivant, Icones Muscorum, p. 85, et Lesq. et Jam. Manual, p. 206).

32. *Philonotis japonica* (Sch.) Paris, Index bryol. p. 923. (*Philonotula japonica* Sch. apud Besch. in Ann. sc. nat. (Bot.) 1893, XVIII, p. 348).

Syou-Ouen (sub no. 113 parce, ster.).

Distrib.: Japon.

Cette espèce est également fort voisine du *Ph. radicalis*, dont elle se distingue principalement par ses feuilles à bords plans et à tissu plus lâche. — Le petit spécimen récolté par M. l'abbé Faurie à Syou-Ouen, en mélange avec *Weisia platyphylla*, est stérile et fort chétif; aussi, ce n'est qu'avec un peu de doute que je le rapporte au *Ph. japonica*.

Bryaceae.

33. *Brachymenium clavulum* Mitt. in Trans. Linn. Soc. (Bot.) 1891, p. 165.

Kang-Ouen-To (no. 66, ster., n. 67, c. fruct. deopercul.).

Distrib.: Japon.

M. Mitten a eu l'obligeance de me communiquer, par l'entremise de M. E. S. Salmon, un petit échantillon de son *B. clavulum* d'Ikao, ce qui m'a permis d'identifier avec certitude les spécimens récoltés en Corée par l'abbé Faurie. Ceux-ci ont le pédicelle et la capsule un peu plus courts que la plante japonaise, la premier de ces organes ne mesurant guère que 10 millimètres, au lieu de 15, et le second 2 millimètres environ, au lieu de 3. Les feuilles, selon la remarque très juste de M. Mitten, rappellent beaucoup celles du *Bryum, capillare*; la nervure est excurrente en une pointe assez allongée, subpiliforme et lisse.

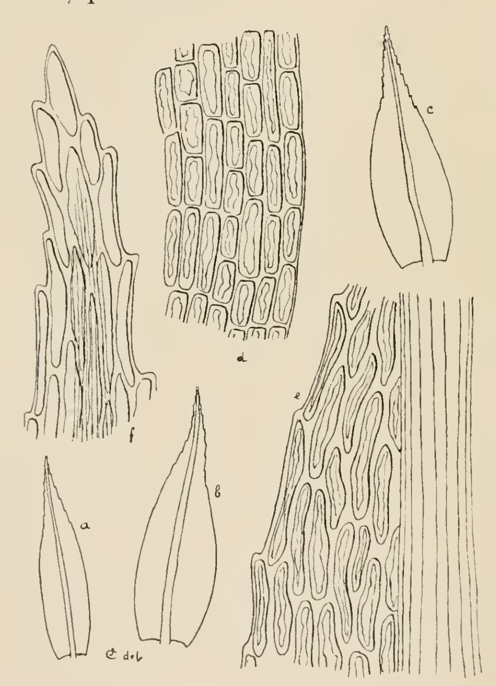


Fig. 12. *Webera seoulensis.*
a, *b*, *c*, feuilles × 26; *d*, tissu de la partie basilaire de le feuille × 270; *e*, tissu dans la partie supérieure de la feuille × 270; *f*, sommet de la feuille × 270.

34. ***Webera seoulensis*** Card. sp. nova. — Densiuscule cespitosa sordide vel lutescenti-viridis. Caulis tenuis, erectus,

simplex vel superne parce divisus, 5—10 millim. altus, basi paululum radiculosus. Folia sicca erecta, madida erecto-patentia, inferiora minutissima, remota, ascendendo sensim majora et confertiora, superiora 1—1,15 millim. longa, 0,2—0,3 millim. lata, lanceolata, acute acuminata, marginibus planis superne serrulatis, costa valida, viridi-rufescente, subpercurrente vel paulisper excurrente, cellulis inferioribus rectangulis, mediis anguste rhomboidalibus, apicem et margines versus linearibus, parietibus firmis crassiusculis. Caetera ignota.

Seoul (nos. 95 et 110, ster.).

Diffère du *W. iwozanica* Besch., du Japon, par ses tiges plus allongées, ses feuilles plus courtes, lancéolées, plus fortement denticulées dans le haut, planes aux bords, et par les cellules du tissu foliaire plus courtes. On peut aussi comparer notre espèce au *W. annotina* Bruch, dont il se distingue également par ses feuilles plus courtes, plus fermes, par ses cellules plus courtes, à parois plus épaisses, et par l'absence des propagules.

35. *Bryum argenteum* Linn. Sp. plant. p. 1120.

Var. *lanatum* Bryol. eur. fasc. 6/9, p. 79.

Seoul (no. 100, ster.).

Distrib.: espèce cosmopolite, répandue dans le monde entier.

36. *Bryum cyclophyllum* (Schw.) Bryol. eur. fasc. 6/9, p. 63, t. 30. (*Mnium cyclophyllum* Schw. Suppl. II, II, p. 160, t. CXCIV).

Kang-Ouen-To (no. 65, ster.).

Distrib.: Europe moyenne; Asie: Jénisséi; Amérique septentrionale.

Espèce nouvelle pour la région sino-japonaise.

37. *Byrum pseudotriquetrum* (Hedw. ex parte) Schw. Suppl. I, II, p. 110, excl. syn. *B. bimum*. (*Mnium pseudotriquetrum* Hedw. Descr. III, p. 19, t. VII ex parte).

Var. ***angustatum*** Card. sp. nova. — A forma typica differt: capsula angusta, cylindrica, arcuatula, cum collo 4 ad 5 millim. longa, sicca vix 1 millim. crassa.

Kang-Ouen-To (no. 62 in parte, c. fruct.).

Il ne me semble pas que cet échantillon puisse être séparé spécifiquement du *B. pseudotriquetrum*, avec lequel il concorde bien par la forme et le tissu des feuilles. Les tiges sont plus courtes (15 à 20 millimètres); l'inflorescence paraît dioïque.

Le type est largement répandu en Europe et dans l'Amérique du Nord; en Asie, on l'a indiqué dans le Thibet, au Caucase et en Sibérie. Il a été signalé aussi en Algérie et à Madère.

Mniaceae.

38. ***Mnium subintegrum*** Card. sp. nova. — Minutulum, lutescenti-viride. Caulis erectus vel arcuato-procumbens, 8 ad 15 millim. longus. Folia sicca contorto-crispata, madida erecto-patentia, circa 2 millim. longa et 1,1—1,2 millim. lata, ovata vel

breviter oblonga, brevissime acuminata subapiculatave, basi haud vel vix decurrentia, costa percurrente vel subpercurrente, marginibus planis. limbo bene distincto e cellulis linearibus angustis, 3—4-seriatis formato, subintegro, apicem versus tantum sinuato vel obsoletissime et remote dentato ubique circumductis, cellulis uniformibus hexagono-rotundatis. Caetera desunt.

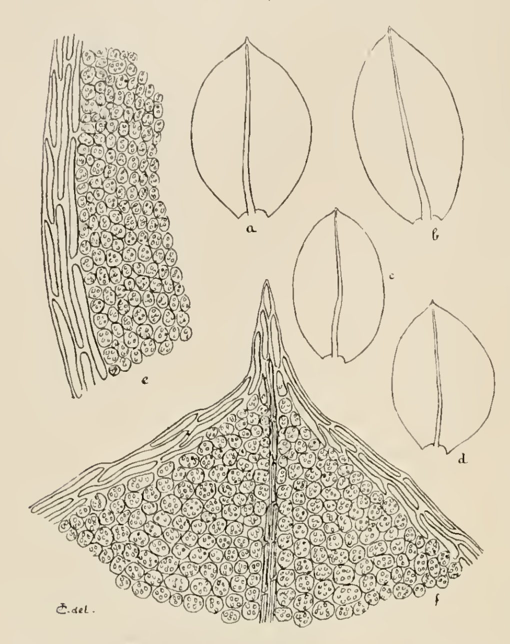


Fig. 13. *Mnium subintegrum. a, b, c, d,* feuilles × 13; *e*, tissu marginal, vers le milieu de la feuille × 138; *f*, tissu du sommet de la feuille × 138.

Kang-Ouen-To (no. 47, inter Lichenes parcissime et ster.).

Cette Mousse dont nous ne possédons malheureusement que quelques tiges, rappelle les petites formes du *M. cuspidatum* Leyss., mais s'en distingue facilement par ses feuilles plus ovales, moins acuminées, et surtout par son margo entier ou ne présentant que quelques denticulations très faibles au sommet.

39. *Mnium orthorrhynchum* Brid. Sp. Musc. III. p. 45.

Ouen-San (no. 14, ster.).

Distrib.: Europe; Asie: Caucase, Thibet, Sibérie, Saghalin, Japon; Amérique septentrionale.

40. *Mnium glabrescens* Kindb. Notes on Can. bryol. 1893.

Ouen-San (no. 11. c. fruct.).

Distrib.: Amérique septentrionale: Washington, Colombie anglaise. Alaska.

Cet échantillon concorde presque exactement avec ceux de l'Amérique du Nord: la seule différence que j'aie pu constater sur la plante de Corée, c'est que les cellules de la partie inférieure de la feuille sont un peu plus grandes et légèrement ovales.

M. Mitten a décrit (in Trans. Linn. Soc. (Bot.) 1891, pp. 167 et 168) sous le nom de *M. striatulum* une plante du Japon qui paraît extrêmement voisine du *M. glabrescens*; le principal caractère qui permettrait de l'en séparer, serait la capsule plissée après la sporose à l'état sec; mais M. Mitten indique lui-même que ce caractère pourrait bien ne pas être constant. Il ajoute: „With this agree several small specimens collected in N. W. America by Douglas and Lyall: the denser areolation is the same, but the american specimens have the limb and nerve broader and thicker".

Il est probable que les plantes dout il est question ici appartiennent au *M. glabrescens*.

41. *Rhizogonium microphyllum* (Doz. et Molk.) Jaeg. Adumbr. I, p. 686. (*Mnium microphyllum* Doz. et Molk. Musci frond. ined. Arch. ind. p. 26, t. XII. *Mnium radiatum* Wils. in Hook. Lond. Journ. Bot. VII (1848), p. 274, t. X. *Rhizogonium radiatum* Jaeg. loc. cit. *Trachycystis microphylla* Lindb. Obs. de Mn. europ. p. 80. *Trachycystis radiata* Broth. in Hedwigia, 1899, p. 221).

Syou-Ouen (nos. 119, 120 in parte, ster.).

Distrib.: Japon, Chine.

C'est, je crois, M. Mitten qui a identifié le *Mnium microphyllum* Doz. et Molk., du Japon, avec le *M. radiatum* Wils., de Chine, en substituant, par raison de priorité, le second nom au premier. L'espèce de Wilson est, en effet, de 1848, tandis que la préface de l'ouvrage de Dozy et Molkenboer, Musci frondosi inediti Archipelagi indici, porte la date de 1854. Mais je ferai remarquer que cet ouvrage a paru par livraisons, et que les premiers fascicules ont été publiés en 1844 ou 1845. La préface n'a été écrite que lorsque l'ouvrage était terminé, et n'a probablement été imprimée qu'avec le dernier fascicule. Il est donc fort vraisemblable que la description et la planche du *M. microphyllum* ont été publiées antérieurement à 1848. Ce qui tend d'ailleurs à le prouver, c'est que l'espèce de Dozy et Molkenboer est citée dans le premier volume du Synopsis de C. Müller, qui est de 1849, tandis que l' espèce de Wilson n'est citée que dans le Supplément, publié à la fin du second volume, en 1851. Il me paraît donc à peu près certain que *M. microphyllum* Doz. et Molk. est antérieur à *M. radiatum* Wils., et par conséquent, en admettant l'identité des deux plantes, c'est le premier nom qui doit être employé.

42. *Aulacomnium heterostichum* (Hedw.) Bryol. eur. fasc. 10, p. 7, t. I. (*Arrhenopterum heterostichum* Hedw. Sp. Musc. p. 198, t. XLVI, f. 1—9).

Kang-Ouen-To (no. 53, c. fruct.).

Distrib.: Amérique septentrionale: Canada, Etats-Unis de l'Est, du Centre et du Sud; Asie: Japon.

Polytrichaceae.

43. *Catharinaea undulata* (Linn.) Web. et Mohr. Ind. mus. pl. crypt.

Var. *altecristata* (Ren. et Card.) Card. (*Atrichum undulatum* Pal. Beauv. var. *altecristatum* Ren. et Card. in Bot. Gaz. 1890, p. 58).

Ouen-San (no. 19, c. fruct.).

Distrib.: Etats-Unis.

44. *Pogonatum urnigerum* (Linn.) Pal. Beauv. Prodr. p. 84. (*Polytrichum urnigerum* Linn. Sp. plant. II, p. 1009).

Ouen-San (no. 7, ster.; no. 31, c. fruct.). Kang-Ouen-To (no. 60, c. fruct.).

Distrib.: toute l'Europe et l'Amérique septentrionale; Asie: Japon, Sibérie etc.; Afrique: Canaries.

45. *Pogonatum rhopalophorum* Besch. in Ann. sc. nat. (Bot.) 1893, p. 354.

Seoul (no. 107, c. fruct.).

Distrib.: Japon.

46. *Pogonatum akitense* Besch. loc. cit.

Kang-Ouen-To (no. 50, c. fruct.). Sine loco (no. 146, c. fruct.).

Distrib.: Japon.

Erpodiaceae.

47. *Venturiella sinensis* (Vent.) C. Müll. in Linnaea, 1875, p. 422, et in Nuov. Giorn. bot. ital. IV, p. 262. (*Erpodium sinense* Vent. in Rabenh. Bryoth. europ. no. 1211, c. descript. *Erpodium japonicum* Mitt. in Journ. Linn. Soc. (Bot.) 1886, p. 314, et in Trans. Linn. Soc. (Bot.) 1891, p. 170. *Venturiella japonica* Broth. in Hedwigia, 1899, p. 225).

Kang-Ouen-To (no. 45, c. fruct.). Mokpo (no. 84, c. fruct.). Hpyeng-Yang (no. 88, c. fruct.). Seoul (no. 99, c. fruct.).

Distrib.: Chine, Japon.

Je partage complétement l'avis de M. Salmon (Journ. Linn. Soc. (Bot.) XXXIV, p. 465) qui juge impossible de séparer l'*Erpodium japonicum* Mitt. du *Venturiella sinensis* C. Müll. En parlant de la première de ces deux Mousses, M. Brotherus s'exprime ainsi: „Species *V. sinensi* (Vent.) C. Müll. simillima, sed statura minore, peristomii dentibus latioribus, pallidioribus sporisque minoribus dignoscenda" (Broth. loc. cit.). Mais M. Salmon n'a trouvé aucune différence entre la plante du Japon et celle de Chine. Les échantillons récoltés en Corée par M. l'abbé Faurie sont un peu moins robustes que ceux que je possède de Chine, avec une capsule un peu plus petite, mais concordent pour tout le reste: les dents du péristome sont rougeâtres, fortement papilleuses, l'anneau très large, les spores de même grosseur, etc. Il en est de même d'un échantillon récolté au Japon par Wichura et figurant dans ma collection. M. Mitten, il est vrai, attribue à son *E. japonicum* des dents péristomiales lisses (Trans. Linn. Soc. 1891, p. 170), mais ni M. Brotherus, ni M. Salmon ne font mention de ce caractère, et l'échantillon que je possède du Japon a les dents papilleuses, comme ceux de Chine et de Corée.

Leucodontaceae.

48. *Forstroemia japonica* (Besch.) Par. Index bryol. p. 499. (*Lasia japonica* Besch. in Ann. sc. nat. (Bot.) 1893, p. 357).

Kang-Ouen-To (sub no. 64 parce; pl. masc.).

Distrib.: Japon.

49. ***Pterogonium (?) coreense*** Card. sp. nova. — Laxiuscule depresso-cespitosum, lutescenti-viride. Caulis procumbens, intricatus, irregulariter pinnatus, 3—5 centim. longus, ramis ascendentibus, inaequalibus, obtusis, siccitate teretibus. Folia densa, madida patula, sicca erecto-imbricata, apicem ramorum versus interdum subhomomalla, caulina 1—1,1 millim. longa, 0,5 ad 0,6 millim. lata, concava, late ovata, in acumen acutum longiusculum sat subito protracta, ramea paulo minora et angustiora, minus abrupte acuminata, omnia enervia vel obsolete binervia, marginibus planis vel inferne parce et anguste revolutis, superne minute serrulatis, cellulis alaribus permultis, minutis, transverse dilatatis, chlorophyllo repletis, inde valde obscuris, caeteris angustis, linearibus, obtusis vel attenuatis, subflexuosis, in pagina dorsali apice leniter prominulis, quo folium papillosulum videtur. Caetera desunt.

Hpyeng-Yang (no. 92, ster.).

En l'absence de la fructification, la place de cette espèce reste un peu douteuse. Cependant, les caractères du système végétatif me paraissent la rattacher au genre *Pterogonium* plus qu'à tout autre. Elle est, d'ailleurs, bien distincte du *P. gracile* Sw. par un port très différent, par l'absence de stolons, par ses rameaux plus épais, non courbés à l'état sec, ses feuilles plus longuement et plus étroitement acuminées, et par ses cellules moyennes plus allongées et plus étroites. Le *P. brachypterum* Mitt., de la Colombie anglaise, dont je ne connais que la description, diffère certainement de notre plante de Corée par sa nervure atteignant ou dépassant le milieu de la feuille, et par ses cellules plus courtes, „brevi-ovoideis“.

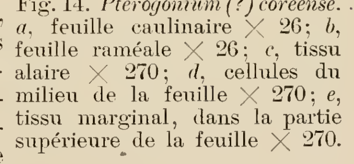


Fig. 14. *Pterogonium (?) coreense*. *a*, feuille caulinaire × 26; *b*, feuille raméale × 26; *c*, tissu alaire × 270; *d*, cellules du milieu de la feuille × 270; *e*, tissu marginal, dans la partie supérieure de la feuille × 270.

50. ***Leucodon corensis*** Card. sp. nova. — Caulis repens, ramis erectis vel arcuato-ascendentibus, simplicibus, siccitate teretibus. Folia densa, madida erecto-patentia, siccitate arcte imbricata, 2—2,2 millim. longa, 0,6—0,75 millim. lata, ovato-lanceolata, sensim acuminata, acuta vel obtusiuscula, plicis pluribus exarata, integra apiceve denticulata, enervia, marginibus planis cellulis alaribus numerosis, seriatis, rotundato-quadratis vel transverse rectangulis, inferioribus internis angustis, linearibus, mediis et superioribus ovatis oblongisve, margines versus brevioribus, omnibus parietibus incrassatis. Folia perichaetialia subtubulosa,

longe acuminata, integerrima, cellulis angustis, linearibus. Caetera ignota.

Ouen-San (sub no. 32 parcissime, c. fruct. juvenil.).

Cette espèce, dont nous ne possédons que quelques tiges, diffère des *L. sapporensis* Besch., *pyriformis* C. Müll. et *dozyoides* Broth. et Par., du Japon, par ses feuilles plus brièvement acuminées, à cellules moyennes et supérieures plus larges et plus courtes. Elle se rapproche aussi du *L. denticulatus* Broth., du Schen-Si, mais celui-ci a les feuilles plus larges à la base, homotropes, plus longuement et plus étroitement acuminées, à cellules alaires plus petites.

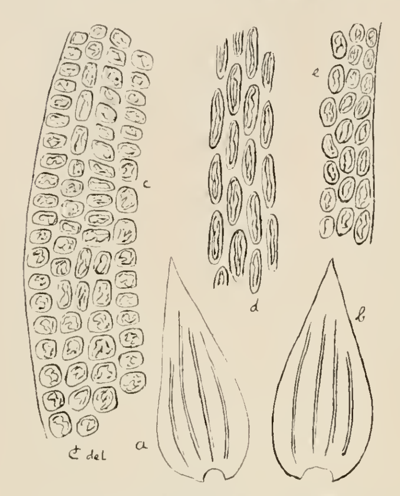


Fig. 15. *Leucodon coreensis.* *a*, *b*, feuilles × 13; *c*, tissu alaire × 270; *d*, tissu au milieu de la feuille × 270; *e*, tissu marginal, dans la partie supérieure de la feuille × 270.

51. *Oedicladium sinicum* Mitt. in Trans. Linn. Soc. (Bot.), 1891, p. 171.

Fusan (no. 77, ster.).

Distrib.: Chine.

Je rapporte cet échantillon à l'*Oe. sinicum* Mitt. d'après la description de cette espèce, qui lui convient exactement, sauf cependant que sur la Mousse de Corée, les rameaux sont plus courts que ne l'indique M. Mitten, ne mesurant guère que de 1 à 2 centimètres[1]. Je dois ajouter que l'*Endotrichum japonicum* Besch., dont je possède un échantillon authentique, ne diffère de notre plante que par son port plus raide et par sa teinte glauque et plus terne, mais concorde entièrement avec elle par la forme et par le tissu des feuilles, qui présentent ordinairement, à l'état sec, plusieurs plis longitudinaux plus ou moins accentués, ce qui, d'ailleurs, a lieu également dans l'*Oe. sinicum*, d'après la description de M. Mitten. Peut-être l'espèce de M. Bescherelle ne diffère-t-elle par suffisamment de celui-ci.

Neckeraceae.

52. ***Papillaria helmintocladula*** Card. sp. nova. — Cespites densiuscule intricati, lutescenti-virides et nigro-variegati. Caulis prostratus, 4—5 centim. longus, flexuosus, inordinate pinnatus, ramis crassiusculis assurgentibus, inaequalibus, teretibus, curvatulis, obtusis. Folia conferta, sicca et madida erecto-imbri-

[1]) M. E. S. Salmon qui a bien voulu, à ma prière, comparer le no. 77 de l'abbé Faurie à des échantillons d'*Oedicladium sinicum* provenant de l'herbier de M. Mitten et figurant dans les collections de Kew, m'écrit que les deux plantes sont bien identiques.

cata, convava, 1,5—2 millim. longa, 0,8—1 millim. lata, e basi valde constricta late cordato-auriculata, breviter lingulata, plicatula, apice rotundato abrupte apiculato (apiculo in foliis caulinis elongato, subpiliformi, in rameis breviore), marginibus planis, praecipue in auriculis et apicem versus minute serrulatis, costa tenui, viridi, ultra medium evanida, cellulis inferioribus internis linearibus, laevibus, mediis et superioribus oblongo-rhomboidalibus, parietibus modice incrassatis, in pagina dorsali papilla singula medio notatis, marginalibus longioribus, alaribus permultis, laevibus, internis ovatis oblongisve, margines versus linearibus. Caetera ignota.

Fusan (no. 82, ster.).

J'ai hésité à séparer spécifiquement cette Mousse du *P. helmintoclada* C. Müll., du Schen-Si, qui a été trouvé aussi au Japon. Si je m'y suis décidé, c'est surtout parce que la plante japonaise m'a présenté les mêmes différences que le type du Schen-Si par rapport à la Mousse de Corée, ce qui permet de supposer que ces différences, bien qu'assez légères, peuvent être constantes.

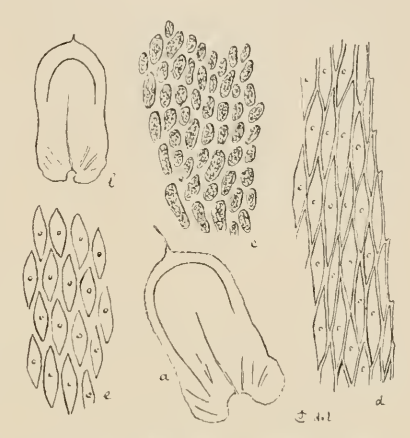


Fig. 16. *Papillaria helmintocladula.* *a*, feuille caulinaire × 13; *b*, feuille raméale × 13; *c*, cellules alaires internes × 270; *d*, tissu marginal vers le milieu de la feuille × 270; *e*, tissu dans la partie supérieure de la feuille × 270.

Le *P. helmintocladula* est un peu moins robuste que le *P. helmintoclada* et forme des touffes plus serrées; ses feuilles sont un peu plus courtes et les feuilles raméales sont terminées par un apicule moins allongé; mais c'est surtout le tissu qui présente des différences assez notables: dans le *P. helmintocladula*, les cellules intérieures des oreillettes et de toute la partie moyenne et supérieure de la feuille, sont oblongues-rhombées ou subovoïdes, à parois médiocrement épaissies, tandis que dans le *P. helmintoclada*, elles sont plus étroites, linéaires ou sublinéaires et à parois très épaisses. Le *P. Miqueliana* (C. Müll.) Ren. et Card. (*Meteorium polytrichum* Doz. et Molk.), de l'Archipel indien, diffère également du *P. helmintocladula* par son port plus robuste et par ses cellules plus étroites. Enfin, le *P. Buchanani* (Brid.) Besch., de l'Inde et du Yunnan, qui rappelle beaucoup notre espèce par son port et ses dimensions, s'en distingue par son tissu formé aussi de cellules beaucoup plus allongées et en même temps à parois bien plus minces et à papilles moins distinctes, parfois presque nulles.

Fabroniaceae.

53. *Schwetschkea denticulata* (Sulliv.) Card. (*Leskea denticulata* Sulliv. Musci alleghan. no. 62; Icon. Musc. p. 125, tab. 78. *Hypnum fabroniaefolium* C. Müll. Syn. II, p. 271. *Schwetschkea japonica* Besch. in Ann. sc. nat. (Bot.) 1893, p. 362).

Ouen-San (nos. 29 et 135, ster.). Seoul (no. 108, ster.).

Distrib.: Etats-Unis du Centre et du Sud, Japon.

L'étude attentive d'un échantillon original et fertile du *Schwetschkea japonica* Besch. (Faurie, no. 275), communiqué par l'auteur lui-même, m'a permis de reconnaître que cette Mousse n'est certainement pas autre chose que le *Leskea denticulata* Sulliv., des Etats-Unis; mais c'est bien un *Schwetschkea* et non pas un *Leskea*; par conséquent, elle doit désormais prendre le nom de *Schwetschkea denticulata.* Les échantillons japonais et coréens ne présentent aucune différence appréciable par rapport à ceux des Etats-Unis.

Leskeaceae.

54. *Anomodon minor* (Hedw.) Fürn. in Flora, XII, P. 2, p. 49. (*Neckera viticulosa* var. *minor* Hedw. Spec. Musc. p. 210, t. XLVIII, fig. 6—8. *Anomodon obtusifolius* Br. et Sch. in Hook. Lond. Journ. of Bot. II, p. 668; Sulliv. Icon. Musc. p. 119, t. 74. *A. platyphyllus* Kindb. Not. on Canad. bryol. 1893. *A. ramulosus* Mitt. in Trans. Linn. Soc. (Bot.), 1891, p. 187. *A. sinensis* C. Müll. in Nuov. Giorn. bot. ital. 1896, p. 118. *A. leptodontoides* C. Müll. loc. cit. 1897, p. 274).

Ouen-San (no. 9, ster.). Kang-Ouen-To (nos. 49 et 64, ster.). Fusan (no. 72, ster.). Hpyeng-Yang (nos. 86 et 87, ster.).

Distrib.: Canada, Etats-Unis l'Est et du Centre. Asie: Jénisséi; Chine: Schen-Si (*A. sinensis* et *leptodontoides* C. Müll.); Japon (*A. ramulosus* Mitt.).

Les échantillons récoltés en Corée par M. l'abbé Faurie ne diffèrent pas sensiblement de ceux de l'Amérique du Nord, et d'après des spécimens authentiques communiqués par M. le Dr. Levier, les *A. sinensis* et *leptodontoides* C. Müll., du Schen-Si, ne me paraissent pas pouvoir être distingués de l'*A. minor*; il en est de même de l'*A. ramulosus* Mitt., du Japon, à en juger du moins d'après un échantillon récolté à Tsurugizan, dans l'île de Shikoku, par M. l'abbé Faurie et déterminé par M. Brotherus. Une autre espèce japonaise, l'*A. abbreviatus* Mitt., n'en diffère que par son tissu moins opaque.

55. *Anomodon thraustus* C. Müll. in Nuov. Giorn. bot. ital. 1898, p. 207.

Ouen-San (no. 13, ster.). Fusan (no. 75, ster.).

Distrib.: Chine: Schen-Si.

Il est fort possible que cette Mousse ne soit qu' une variété de l'*A. minor*; elle en diffère par son port un peu plus grêle,

ses feuilles ordinairement plus petites, très souvent brisées, et par sa nervure obscurcie dans le haut et disparaissant plus loin du sommet; dans le type, la nervure reste translucide jusqu' à l'extrémité. Müller lui-même pensait que son *A. thraustus* pouvait bien n'être qu'une variété de l'*A. leptodontoides*, lequel, ainsi que je viens de le dire, ne diffère pas suffisamment de l'*A. minor*, qui paraît constituer un type polymorphe, à formes assez complexes.

56. *Anomodon Giraldii* C. Müll. in Nuov. Giorn. bot. ital. 1896, p. 117. (*A. acutifolius* Mitt. in Trans. Linn. Soc. (Bot.), 1891, p. 187 (saltem quoad specim. e Challenger exped.); Besch. in Ann. sc. nat. (Bot.), 1893, p. 366; Broth. in Hedwigia, 1899, p. 243; non Mitt. Musc. Ind. or. p. 126!).

Ouen-San (no. 16 in parte, ster.); Kang-Ouen-To (no. 52, ster.).

Distrib.: Chine: Schen-Si; Japon.

Cette Mousse a été confondue par tous les bryologues qui se sont occupés de la flore japonaise, y compris M. Mitten lui-même, avec l'*A. acutifolius* Mitt.; de l'Himalaya, qui en est cependant bien différent par ses feuilles irrégulièrement denticulées vers le sommet, sa nervure plus courte et ses cellules complétement lisses. M. E. S. Salmon qui a bien voulu, à ma demande, comparer dans l'herbier de Kew la plante japonaise avec le type de l'espèce himalayenne, m'écrit que tous les échantillons du Japon étiquetés *A. acutifolius*, et notamment la Mousse provenant de l'expédition du Challenger, citée par M. Mitten dans son travail sur la bryologie japonaise, appartiennent à l'*A. Giraldii*. Il est donc fort vraisemblable que le véritable *A. acutifolius* Mitt. n'existe pas au Japon.

Dans la note qui suit la description de l'*A. Giraldii*, Müller ajoute: „*A. acutifolio* Mitt. japonico habitu atque ramificatione simillimus, sed haece species foliis multo longioribus acuminatioribus jam remota". Il est presque certain qu'il ne s'agit pas ici du véritable *A. acutifolius*, mais seulement d'une forme à feuilles plus longuement acuminées de l'*A. Giraldii*. Sur les spécimens japonais, comme sur ceux de Corée, l'acumen est assez variable, mais il est souvent aussi court que sur le type du Schen-Si.

57. *Anomodon tristis* (Cesati) Sulliv. Musci and Hep. of the Un. St. p. 58. (*Leskea tristis* Cesati in de Not. Syll. Musc. p. 67).

Seoul (no. 98, ster.). Syou-Ouen (no. 117, ster.). Ouen-San (no. 143, ster.).

Distrib.: Europe; Amérique septentrionale; Asie: Chine; Japon, Himalaya.

58. *Anomodon longinervis* Broth. in Hedwigia, 1899, p. 243.

Fusan (nos. 70 et 71, ster.). Seoul (nos. 98 in parte, ster.).

Distrib.: Japon: île Shikoku.

Il y a quelques légères différences entre les spécimens coréens et la plante japonaise, que M. Brotherus a eu l'obligeance de me communiquer. Les feuilles de la Mousse de Corée sont en

général plus largement lingulées dans le haut et plus obtuses que celles du type japonais; sur celles-ci, les cellules inférieures, dans le voisinage de la nervure, sont ordinairement pâles, translucides et assez étroites, tandis que dans la plante de Corée, elles sont plus courtes, presque carrées ou très brièvement oblongues et souvent vertes. Mais ces différences, d'ailleurs peu importantes, sont loin d'être constantes et s'effacent sur certaines tiges; il n'y a donc pas lieu d'en tenir compte. M. Brotherus dit les feuilles entières; les bords ne présentent pas en effet de dents, au sens propre du mot, mais ils sont finement denticulés de la base au sommet par la saillie des papilles marginales.

L'*A. longinervis* Broth., qui est très voisin de l'*A. tristis* Sulliv., en diffère par son pédicelle plus court, ses feuilles moins fragiles, rarement brisées, à nervure plus forte et plus longue, disparaissant seulement sous le sommet, et par les cellules du tissu foliaire ne portant chacune que 1 à 3 grosses papilles coniques, inclinées vers le haut, tandis que dans l'*A. tristis* les papilles sont plus nombreuses sur chaque cellule, moins saillantes et non inclinées.

59. ***Thuidium submicropteris*** Card. sp. nova. — Delicatulum, viride. Caulis 2—3 centim. longus, arcuato-decumbens, paraphylliis numerosis plurifidis, papillosis vestitus, plus minus regulariter bipinnatus, ramis tenellis, 2—4 millim. longis, etiam paraphylliferis. Folia caulina e basi latissima triangulari-cordata, utroque latere profunde excavata, abrupte in acumen longiusculum, angustum, acutum, curvulum contracta, erecto-patentia 0,75—0,8 millim. longa et 0,6—0,7 millim. basi lata, costa in acumine desinente, marginibus planis vel partim reflexis, integris subintegrisve; folia ramea late triangulari-ovata, breviter obtuseque acuminata, 0,25—0,35 millim. longa, 0,22 ad 0,28 millim. lata, marginibus planis integris, costa ad ¾ evanida; folia ramulina perminuta, 0,1—0,12 millim. longa, 0,07—0,08 millim. lata, breviter ovata, obtusa; cellulae rotundato-quadratae, chlorophyllosae, papillis humilibus ornatae, interdum sublaeves. Caetera ignota.

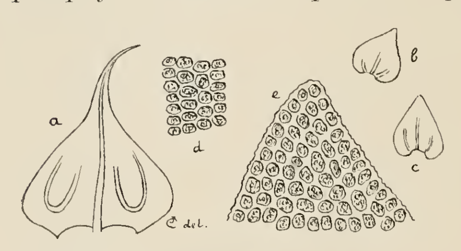


Fig. 17. *Thuidium submicropteris*. *a*, feuille caulinaire × 26; *b*, *c*, feuilles raméales × 26; *d*, tissu vers le milieu d'une feuille raméale × 270; *e*, sommet d'une feuille raméale × 270.

Kang-Ouen-To (sub no. 64 parcissime, ster.).

Cette espèce se rapproche des *Th. bipinnatulum* Mitt. et *micropteris* Besch., du Japon, mais il est facile de l'en distinguer à ses feuilles raméales obtuses, entières et garnies de papilles beaucoup moins saillantes, souvent peu visibles.

60. *Thuidium bandaiense* Broth. et Par. in Bull. de l'herb. Boissier. 1902, p. 928.

Ouen-San (nos. 6 in parte, 14 in parte et 147, c. fruct.).

Distrib.: Japon.

Dans la description de cette espèce, on lit: „paraphylliis nullis vel subnullis". C'est là une erreur, car sur l'échantillon original communiqué par M. Brotherus, les tiges sont garnies de paraphylles courtes, mais abondantes, et il en est de même sur les spécimens de Corée.

61. ***Thuidium strictulum*** Card. sp. nova. — Cespites intricati, depressi, fusco-virides. Caulis procumbens, tenuis, 5—6 centim. longus, laxe pinnatus, paraphylliis numerosis brevissimis, integris ornatus, ramis inaequalibus, patulis, filiformibus, 2—5 millim. longis, interdum 1—2-ramulosis. Folia caulina madida patentia, sicca erecta, e basi late triangulari-cordata subito in acumen angustum elongatum, acutum, falcatulum producta, 0,6—0,75 millim. longa et 0,35—0,4 millim. lata, marginibus planis vel basi subreflexis, integris subintegrisve, costa rufescente in acumine evanida: folia ramea madida erecto-patentia, sicca erecta, subimbricata, ovato- vel oblongo-lanceolata, acute obtusiusculeve acuminata, 0,25—0,3 millim. longa et 0,1—0,16 millim. lata, marginibus planis crenulatis, costa sat procul ab apice evanida, cellulis rotundato-quadratis, superioribus ovatis oblongisve, chlorophyllosis, leniter papillosis vel sublaevibus. Caetera desunt.

Ouen-San (no. 33, ster.).

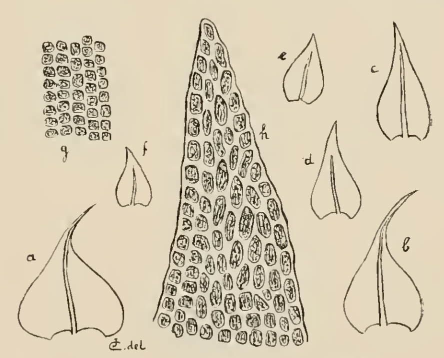


Fig. 18. *Thuidium strictulum.* *a*, *b*, feuilles caulinaires × 26; *c*, *d*, *e*, *f*, feuilles raméales × 26; *g*, tissu vers le milieu d'une feuille raméale × 270; *h*, sommet d'une feuille raméale × 270.

Par ses tiges simplement pennées et ses rameaux filiformes, cette Mousse se rapproche de l'espèce précédente; mais ses rameaux plus écartés, et ses feuilles raméales moins imbriquées, plus étroites, plus acuminées et à tissu beaucoup moins papilleux l'en distinguent suffisamment.

62. *Thuidium gracile* (Br. et Sch.) Bryol. eur. fasc. 49/51. (*Hypnum gracile* Br. et Sch. in Hook. Lond. Journ. of Bot. II, p. 668. *Haplocladium rubicundulum* C. Müll. in Nuov. Giorn. bot. ital. 1898, p. 208).

Seoul (no. 96, c. fruct.).

Distrib.: Europe: Suède; Asie: Sibérie; Chine: Schen-Si (*Haplocladium rubicundulum* C. M.); Amérique septentrionale:

région orientale et centrale, depuis le Canada jusqu'au Golfe du Mexique; Jamaïque.

Les échantillons récoltés à Seoul par M. l'abbé Faurie sont tout-à-fait identiques à l'*Haplocladium rubicundulum* C. Müll., du Schen-Si, mais il m'est complétement impossible de séparer ce dernier du *Thuidium gracile*, qui est extrêmement variable en Amérique.

63. *Thuidium macropilum* (C. Müll.) Par. Index bryol. p. 1285. (*Haplocladium macropilum* C. Müll. in Nuov. Giorn. bot. ital. 1896, p. 116).

Fusan (no. 73, ster.).

Distrib.: Chine: Schen-Si.

Cette espèce est fort voisine de la précédente; elle en diffère principalement par la nervure des feuilles caulinaires longuement excurrente en une pointe piliforme. Elle a aussi d'étroites affinités avec la suivante, qui a les feuilles caulinaires encore plus longuement et plus finement subulées, et le tissu foliaire plus translucide, formé de cellules ovales ou oblongues (et non carrées ou subarrondies).

64. *Thuidium capillatum* (Mitt.) Jaeg. Adumbr. II, p. 318. (*Leskea capillata* Mitt. Musci Ind. or. p. 130. *Pseudoleskea capillata* Besch. in Ann. sc. nat. (Bot.), 1, 1892, p. 77).

Ouen-San (no. 6 in parte, c. pedicell. jun.).

Distrib.: Sikkim, Yunnan, Japon.

65. ***Pseudoleskea laticuspis*** Card. sp. nova. — Dioica? lurido-viridis, intricato-cespitosa. Caulis repens, ruber, radicu-

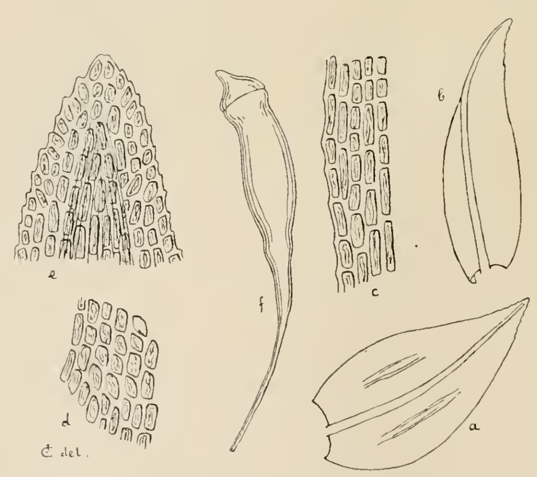


Fig. 19. *Pseudoleskea laticuspis.* *a*, *b*. feuilles raméales × 26; *c*, tissu basilaire d'une feuille raméale × 270; *d*, tissu vers le milieu de la même × 270; *e*, sommet de la même × 270; *f*, capsule à l'état sec × 13.

losus, circa 2 centim. longus, ramis numerosis ascendentibus, simplicibus vel hic illic 1—2-ramulosis, 5—10 millim. longis, pin-

natim ramulosus, paraphylliis perpaucis, lanceolatis, integris. Folia ramea subsecunda, caviuscula, plus minus distincte biplicata, ovato- vel oblongo-lanceolata, paulo asymmetrica, saepius subfalcatula, late et obtuse acuminata, 0,75—1,4 millim longa, 0,4 ad 0,6 millim. lata, marginibus planis, subintegris, sinuolatis vel crenulatis, apicem versus pro more minute denticulatis, costa valida, paulo sub apice evanida, cellulis ovatis oblongisve, papillosulis vel sublaevibus, inferioribus rectangulis, sublinearibus; folia caulina longius et acute acuminata, costa percurrente vel plus minus excurrente. Folia perichaetialia erecta, lanceolata, longe acuminata, plicatula, marginibus revolutis integris, costa excurrente, cellulis omnibus angustis, linearibus. Capsula in pedicello rubello, flexuoso, laevi, 12—22 millim. longo, oblique erecta vel subhorizontalis, pallide badia, oblonga subcylindricave, basi attenuata, arcuatula, interdum subsymmetrica, sicca sub ore leniter constricta, 2—2,5 millim. longa, 0,5—0,8 millim. crassa, operculo oblique conico, subrostrato. Annulus simplex. Exostomii dentes lanceolato-subulati, intus dense et alte cristati; endostomii membrana elata, lutescens, punctulata, processus integri vel in linea divisurali anguste fissi, cilia elongata singula vel bina et coalita, papillosula. Sporae laeves, virides, diam. 10—12 μ.

Kang-Ouen-To (no. 41, c. fruct.). Syou-Ouen (no. 124, c. fruct.).

Cette Mousse, dont le port rappelle assez celui de certaines formes de l'*Hypnum palustre*, peut être comparée au *Pseudoleskea atrovirens* var. *brachyclados* Br. eur., mais s'en distingue très facilement par ses feuilles planes aux bords, terminées par un acumen large, très court et obtus, et par sa capsule plus allongée, plus dressée et souvent subsymétrique.

Il existe un *P. latifolia* Lac., du Japon, dont je ne connais pas la description; mais, d'après un échantillon communiqué par M. Brotherus, cette espèce est bien différente de la nôtre par ses feuilles longuement et étroitement acuminées, plus papilleuses, étalées-dressées, subsecondes, sa nervure moins forte, sa capsule horizontale, fortement arquée, etc.

Hypnaceae.

66. *Entodon ramulosus* Mitt. in Trans. Linn. Soc. (Bot.), 1891, p. 179.

Kang-Ouen-To (no. 36, ster.).

Distrib.: Japon.

67. *Entodon myurus* (Hook.) Jaeg. Adumbr. II, p. 360. (*Pterogonium myurum* Hook. Musci exot. t. CXLVIII. *Neckera myura* Schwaegr. Suppl. III, I, I, t. CCXVII. *Stereodon Gardneri* Mitt. Musci Ind. or. p. 107).

Kang-Ouen-To (nos. 37, 42 et 57, c. fruct.).

Distrib.: Himalaya.

Espèce nouvelle pour la région sino-japonaise. Une comparaison attentive de ces échantillons avec ceux de l'Himalaya ne m'a permis de constater entre les deux plantes aucune différence pouvant s'opposer à leur réunion. Sur deux des spécimens de l'abbé Faurie, la capsule est cependant plus petite et le pédicelle de moitié plus court que dans le type; mais sur le troisième échantillon (no. 37), la fructification concorde absolument avec celle de la plante indienne. La forme des feuilles, le tissu, etc., ne présentent aucune différence.

68. *Entodon rostrifolius* C. Müll. in Nuov. Giorn. bot. ital. 1897, p. 264.

Var. ***coreensis*** Card. var. nova. — A forma typica schensiana differt: foliis apice integris subintegrisve cellulisque alaribus minoribus, magis numerosis, valde chlorophyllosis et secus margines altius productis.

Kang-Ouen-To (no. 63, c. pedicell. vet.).

Echantillon très pauvre et en assez mauvais état.

69. *Entodon chloroticus* Besch. in Journ. de Bot. 1899.

Ouen-San (no. 17, ster.).

Distrib.: Japon.

Plante plus verte que le type de M. Bescherelle, mais d'ailleurs identique.

70. *Entodon herbaceus* Besch. loc. cit.

Ouen-San (no. 26, ster.).

Distrib.: Japon.

71. *Entodon Challengeri* (Par.) Card. (*Entodon abbreviatus* Mitt. in Trans. Linn. Soc. (Bot.), 1891, p. 179, non *Cylindrothecium abbreviatum* Sch. in Besch. Prodr. bryol. mexic. p. 93. *Cylindrothecium Challengeri* Par. Index bryol. p. 296).

Ouen-San (nos. 15 et 30, c. fruct.). Fusan (no. 68, c. pedicell. vet.). Seoul (no. 101, c. fruct.).

Distrib.: Japon.

Espèce fort voisine de l'*E. compressus* C. Müll.; en diffère par ses tiges et ses rameaux plus larges, et par ses feuilles plus acuminées, la plupart aiguës.

72. *Entodon compressus* C. Müll. in Linnaea, XVIII, p. 707, excl. syn. *Leskea compressa* Hedw. et specim. pensilv. a Mühlenberg lect. (*Neckera compressa* C. Müll. Syn. II, p. 66. *Cylindrothecium compressum* Br. eur. fasc. 46/47; Sulliv. Icon. Musc. p. 147, t. 93. Excl. ubique syn. et specim. pensilv.[1]).

Fusan (no. 78, c. fruct.). Seoul (nos. 102, 103 et 105, c. fruct.; no. 109, ster.).

Distrib.: Amérique du Nord: Etats-Unis de l'Est et du Centre; Asie: Jénisséi, Japon.

---

[1]) Consulter, au sujet de l'identification erronée de l'*Entodon compressus* C. Müll. avec le *Leskea compressa* Hedw., ma Revision des types d'Hedwig et de Schwaegrichen, in Bull. de l'herb. Boissier, VII, p. 345.

73. *Climacium japonicum* Lindb. in Act. Soc. sc. fenn. X, pp. 232 et 249. (*Pterobryum imbricatum* Dub. in Mém. Genève. XXVI, p. 6, t, I, fig. 1 [mala]).

Hpyeng-Yang (no. 85, ster.).

Distrib.: Japon; Chine: Schen-Si: Java (fide Salmon); Thibet oriental (fide Bescherelle).

A mon avis, cette Mousse n'est guère qu'une variété du *C. americanum* Brid. Lindberg, qui n'a donné qu'une description fort incomplète de sa plante, lui attribue, comme caractères distinctifs par rapport à l'espèce américaine: l'extrémité de la tige nettement dégagée des rameaux; ceux-ci arqués-réfléchis, subpinnés et garnis de feuilles plus petites; mais ces caractères sont illusoires, car ils peuvent se rencontrer à divers degrés, aussi bien sur les échantillons américains que sur ceux d'Asie. M. Salmon (in Journ. Linn. Soc. (Bot.), XXXIV, pp. 466—467) a signalé un autre caractère pour le *C. japonicum*: c'est la présence de plusieurs dents (2 à 6) sur le dos de la nervure vers le sommet; j'ai vérifié l'existence et la constance de ce caractère sur plusieurs spécimens japonais et chinois de ma collection: mais sur l'échantillon que j'ai reçu de Corée, j'ai trouvé, sur la même tige, des feuilles à nervure dentée, et d'autres à nervure lisse ou ne présentant qu'une seule dent très faible, à peine perceptible sous un fort grossissement, tout à l'extrémité. Sur la Mousse d'Asie, les feuilles sont en général moins élargies à la base, les oreillettes moins développées et les cellules du tissu foliaire plus étroites que sur la plante américaine; mais ces caractères sont également sujets à varier dans une certaine mesure: d'où je conclus que l'on devra probablement rattacher le *C. japonicum* comme simple variété au *C. americanum*.

74. *Pylaisia Brotheri* Besch. in Ann. sc. nat. (Bot.), 1893. p. 369.

Seoul (no. 106. c. fruct.).

Distrib.: Japon.

75. *Homalothecium tokiadense* (Mitt.) Besch. in Ann. sc. nat. (Bot.), 1893. p. 372. (*Hypnum tokiadense* Mitt. in Trans. Linn. Soc. (Bot.), 1891, p. 184).

Ouen-San (no. 22, ster.).

Distrib.: Japon.

76. *Brachythecium populeum* (Hedw.) Bryol. eur. fasc. 52/54, p. 3, t. 1 et 2. (*Hypnum populeum* Hedw. Spec. Musc. p. 270, t. LXX, fig. 1—6).

Ouen-San (no. 5 in parte. c. fruct.). Kang-Ouen-To (no. 39 in parte. c. fruct.).

Distrib.: Europe; Asie: Caucase, Sibérie, Japon; Amérique septentrionale.

77. *Brachythecium plumosum* (Sw.) Bryol. eur. fasc. 52/54. p. 4, t. 3. (*Hypnum plumosum* Sw. Disp. Musc. suec. p. 66).

Kang-Ouen-To (nos. 38 et 56, c. fruct.).

Distrib.: Europe, Asie, Amérique septentrionale; Afrique: Algérie, Madère; Amérique méridionale: Andes; Océanie: Nouvelle-Zélande. Espèce cosmopolite.

78. ***Brachythecium (?) brachydictyon*** Card. sp. nova. — Dioicum, viride vel lutescens, habitu formis minoribus *B. laeti* sat simile. Caulis procumbens, 3—4 centim. longus, pinnatus, ramis erectis longiusculis, simplicibus vel parce ramulosis. Folia siccitate imbricata, madida erecto-patentia, 1,1—1,3 millim. longa, 0,45—0,5 millim. lata, ovato- vel oblongo-lanceolata, anguste acuminata, utroque costae latere excavato-plicata, marginibus planis, integris vel obsolete serrulatis, costa ad $^{3}/_{4}$ vel $^{2}/_{3}$ evanida, cellulis brevibus, mediis et superioribus ovatis oblongisve, parietibus incrassatis, in acumine longioribus, sublinearibus, inferioribus permultis, minutis, obscuris, quadratis, breviter rectangulis vel transverse dilatatis. Fructus ignotus.

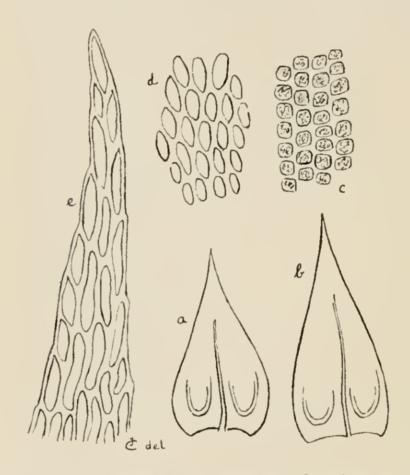


Fig. 20. *Brachythecium brachydictyon*. *a*, *b*, feuilles × 26; *c*, tissu basilaire de la feuille × 270; *d*, tissu vers le milieu de la feuille × 270; *e*, sommet de l'acumen × 270.

Ouen-San (no. 134, c. flor. masc.). Fusan (no. 145, c. flor. fem. juven.).

En l'absence de la fructification, la place de cette espèce reste assez douteuse: le port et la forme des feuilles sont bien d'un *Brachythecium*, mais le tissu, formé de cellules courtes, diffère beaucoup de celui de toutes les autres espèces de ce genre.

79. *Achrolepis concinna* (Wils.) Card. (*Hypnum concinnum* Wils. in Hook. Lond. Journ. of Bot. VII, p. 277. *Myurella (Achrolepis) concinna* Lindb. in Act. Soc. sc. fenn. X, p. 275. *Myuroclada concinna* Besch. in Ann. sc. nat. (Bot.), 1893, p. 379).

Ouen-San (no. 19 in parte, ster.). Seoul (no. 104, ster.). Syou-Ouen (no. 118, ster.).

Distrib.: Japon, Chine, Amour, Jéniséi.

En 1893, M. Bescherelle a établi pour cette Mousse le genre *Myuroclada*; mais en vertu de l'article 58 des lois de la nomenclature adoptées par le Congrès de 1867, et encore en vigueur, c'est le nom de section de Lindberg, *Achrolepis*, qui doit être employé comme nom de genre, puisqu'il n'existe pas antérieurement de genre de ce nom dans la nomenclature botanique. Lindberg prévoyait bien d'ailleurs que son sous-genre devrait être élevé au rang de genre, et voici en quels termes il s'exprime à ce sujet: „Vix dubitanter novum genus, *Myurellae* proximum, haec planta pulcherrima constituit, sed sterililatis

causa dignitatem subgeneris *(Achrolepidis)* ad tempus gerat, donec fructus perfectus fiat detectus".

80. *Thamnium alopecurum* (Linn.) Bryol. eur. fasc. 49/51, p. 4, t. 1. (*Hypnum alopecurum* Linn. Spec. plant. ed. 2, p. 1594).

Kang-Ouen-To (no. 64, parcissime et ster.). Fusan (sub no. 80, parcissime et ster.).

Distrib.: Europe; Asie: Perse, Caucase, Himalaya, Japon; Afrique: Algérie, Tunisie, îles atlantiques; Amérique septentrionale: Colombie anglaise (??).

81. *Thamnium Sandei* Besch. in Ann. sc. nat. (Bot.), 1893, p. 381. (*Neckera subseriata* Doz. et Molk. in herb. Mus. Lugd. Botav., non Hook. *Thamnium subseriatum* Mitt., in Journ. Linn. Soc. VIII, p. 155. *Isothecium subseriatum* Lindb. in Act. Soc. sc. fenn. X, p. 231. *Porotrichum [Thamnium] subseriatum* Mitt. in Trans. Linn. Soc. (Bot.), 1891, p. 175).

Var. ***coreense*** Card. var. nova. — A forma typica differt: statura paulo minore, fronde angustiore costaque dorso ad apicem dentibus destituta.

Ouen-San (no. 28, ster.). Kang-Ouen-To (sub no. 59 parcissime, ster.).

Distrib. du type: Japon et Chine orientale.

82. *Eurhynchium praelongum* (Linn. Hedw.) Bryol. eur. fasc. 57/61, p. 8, t. 6, excl. var. (*Hypnum praelongum* Linn. Spec. plant. p. 1125 ex parte. Hedw. Descr. IV, p. 75, t. 29).

Seoul (no. 111, ster.).

Distrib.: Europe; Asie: Japon, Kurdistan, Batoum; Afrique: Algérie, îles atlantiques, Ste. Hélène; Amérique septentrionale: Canada, Etats-Unis de l'Est, du Centre et du Sud; Mexique; Amérique méridionale: Andes.

83. ***Eurhynchium latifolium*** Card. sp. nova. — Viride, laxe intricato-cespitosum. Caulis irregulariter divisus, ramis ascendentibus molliculis, laxiuscule foliosis. Folia patentia, media 1,1—1,3 millim. longa, 0,6—1 millim. lata, late ovata, breviter acuminata, marginibus planis fere e basi serrulatis, costa sat procul ab apice evanida, extremitate dorso denticulo instructa, cellulis chlorophyllosis, rhomboidali-linearibus, ad angulos paucis majoribus laxiusculis. Caetera ignota.

Hpyeng-Yang (no. 86 in parte, ster.).

Par la forme, le tissu et la denticulation des feuilles, cette Mousse se rapproche beaucoup de l'*E. praelongum* var. *atrovirens* Bryol. eur. (*E. Swartzii* [Turn.] Curn.), mais le port est tellement différent que j'hésite à les réunir. Notre Mousse se distingue de cette variété de l'*E. praelongum* par ses tiges irrégulièrement rameuses, par ses rameaux moins raides, et par ses feuilles plus grandes et moins fermes, à nervure s'avançant en général plus près du sommet. On peut présumer que la fructification fournira d'autres caractères distinctifs.

84. ***Trichosteleum subtile*** Card. sp. nova. — Monoicum, minutulum, depresso-cespitosum, sordide viride. Caulis

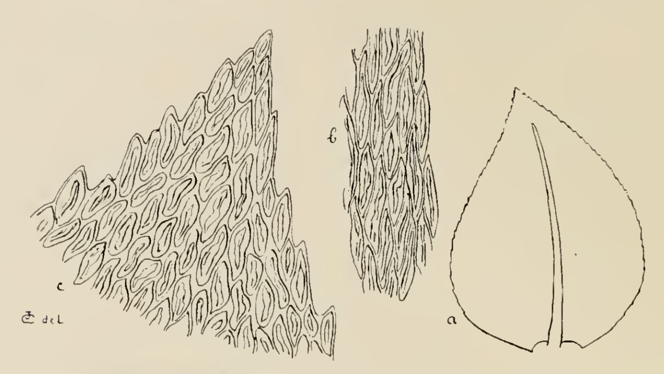


Fig. 21. *Eurhynchium latifolium*. *a*, feuille × 26; *b*, tissu vers le milieu de la feuille × 270; *c*, sommet de la feuille × 270.

tenuis, repens, radiculosus, 2—3 centim. longus, irregulariter pinnatus, ramis tenuissimis, confertis, attenuatis, plerumque ramulosis. Folia undique patula, minuta, 0,35—0,5 millim. longa, 0,15—0,2 millim. lata, e basi constricta late ovata, concava, abrupte in acumen angustum elongatum contracta, enervia vel obsoletissime binervia, marginibus planis fere e basi serratis, cellu-

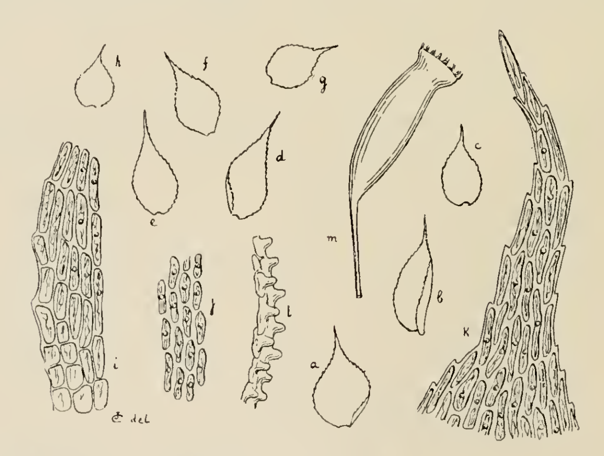


Fig. 22. *Trichosteleum subtile*, *a—h*, feuilles × 32; *i*, cellules alaires et supraalaires × 270; *j*, cellules moyennes × 270; *k*, sommet de la feuille × 270; *l*, papilles des cellules moyennes vues de profil et sur la face dorsale × 270; *m*, capsule à l'état sec × 13.

lis oblongis vel sublinearibus, parietibus crassiusculis, in pagina dorsali papilla magna singula rotundata medio ornatis, alaribus paucis subquadratis, parum distinctis. Flores utriusque sexus cauligeni, masculi minutissimi, gemmiformes. Folia perichaetia-

lia erecta, oblongo-lanceolata, in acumen angustum elongatum spinoso-serratum sensim attenuata, laevia vel sublaevia, cellulis angustis, linearibus, pellucidis. Capsula in pedicello rubello, tenui, laevi, circa 15 millim longo inclinata, oblongo-subcylindrica, sicca sub ore constricta, 1—1,5 millim. longa et 0,5 millim. crassa. Exostomii dentes intus dense lamellosi. Caetera ignota.

Ouen-San (no. 12, c. fruct. vet.).

Par ses petites dimensions, cette Mousse se rapproche du *T. parvulum* Broth. et Par., du Japon, mais, d'après la description, celui-ci est bien différent de notre espèce par ses feuilles étroitement-lancéolées, pourvues de cellules alaires hyalines, vésiculeuses, et par ses cellules supérieures portant chacune 3 ou 4 papilles.

85. ***Isopterygium alternans*** Card. sp. nova. — Robustum, flaccidum, depresso-cespitosum, nitidulum, lutescens, inferne fuscum, habitu staturaque *Plagiothecio nemorali* sat simile. Caulis procumbens, vix radiculosus, irregulariter divisus, ramis plus minus ascendentibus, laxe foliosis, complanatis, obtusis, simplicibus vel parce ramulosis, 3—4 centim. longis. Folia quadrifaria, distichaceo-compressa, haud decurrentia, 2—2,6 millim. longa, 0,75—1,2 millim. lata, aliquantulum undulata, dimorpha, dorsalia paululum asymmetrica, cultriformi-oblonga, late breviterque acuminata, apicem versus denticulata, ventralia symmetrica, oblongo-lanceolata, sensim et longiuscule acuminata, pro more integerrima, omnia marginibus planis, nervis binis, inaequalibus, longiore ad tertiam partem folii producto, cellulis angustis, linearibus, parietibus tenuibus, ad angulos paucis subquadratis, apicalibus in foliis dorsalibus oblongo-rhomboidalibus. Caetera ignota.

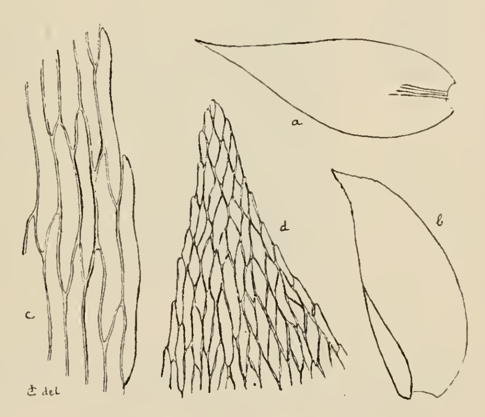


Fig. 23. *Isopterygium alternans.* *a*, feuille ventrale × 13; *b*, feuille dorsale × 13; *c*. cellules moyennes × 270; *d*, sommet d'une feuille dorsale × 138.

Syou-Ouen (no. 116, ster.).

Espèce remarquable par sa grande taille et par ses feuilles dimorphes, celles des deux séries ventrales atténuées en un acumen long et droit, généralement entier, celles des deux séries dorsales terminées par un acumen oblique, large et court, denticulé vers le sommet. Les feuilles étant espacées et comprimées-distiques, on trouve alternativement, sur chaque côté de la tige, une feuille à acumen long et droit et une feuille à acumen

court et oblique, d'où le nom *alternans* que j'ai donné à cette espèce.

86. ***Amblystegium pseudo-radicale*** Card. sp. nova. — Monoicum, laxe cespitosum, sordide lutescenti-viride, habitu staturaque *A. radicali* simillimum. Caulis repens, radiculosus, vage pinnatim ramosus, ramis erectis, simplicibus ramulosisve, 2 ad 3 centim. longis, laxe foliosis, subcomplanatis, vix attenuatis. Folia remota, patula, subcompressa, ovato- vel oblongo-lanceolata, longe et anguste acuminata, 1—1,25 millim. longa, 0,25 ad 0,4 millim. lata, marginibus undique planis sinuato-subdenticulatis, costa in acumen producta, rete laxo, cellulis oblongis, rhomboidali-hexagonis, nonnullis (praecipue in acumine) sublinearibus, alaribus subrectangulis parum distinctis. Flores masculi gemmiformes, prope femineos nascentes. Folia perigonialia ovato-lanceolata, acuminata, integra vel superne subdenticulata. Folia

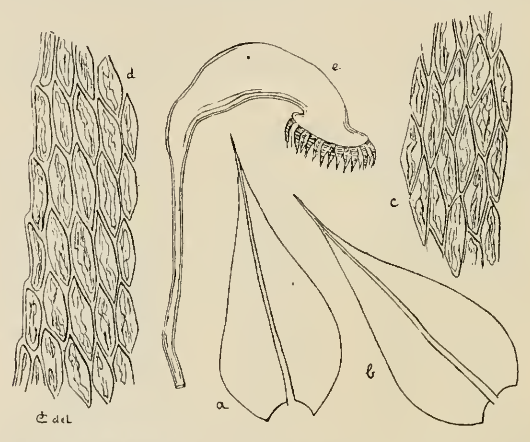


Fig. 24. *Amblystegium pseudo-radicale.* *a*, *b*, feuilles × 26; *c*, tissu marginal × 270; *d*. tissu vers le milieu de la feuille × 270; *e*. capsule à l'état sec × 13.

perichaetialia erecta, longe acuminato-subulata, subintegra, costa basi lata, depressa, in subulam plerumque excurrente, cellulis linearibus pellucidis hyalinis. Capsula in pedicello rubente, 20—25 millim. longo, horizontalis, cylindrica, arcuata, badia, sicca sub ore valde constricta, 2—2,3 millim. longa, 0,6—0,75 millim. crassa, operculo ignoto. Exostomii dentes lutescentes, intus densiuscule lamellosi, apice granulosi. Endostomii membrana ad medium dentium producta, processus granulosi, in carina rimosi; cilia 2 vel 3 filiformia, remote nodulosa, processibus fere aequilonga. Sporae olivaceo-virides, laeves, diam. 12—20 μ.

Seoul (no. 112, c. fruct.).

Bien que très voisine de l'*A. radicale* (Pal. Beauv.) Mitt., d'Europe et de l'Amérique du Nord, cette espèce nouvelle s'en distingue facilement par sa nervure plus longue, s'avançant plus loin dans l'acumen, et par ses cellules moyennes beaucoup plus

lâches, hexagones-rhombées. La longueur de la nervure et le tissu la rapprochent aussi de l'*A. argillicola* Lindb. du Caucase, mais celui-ci a les feuilles plus larges, plus fortement sinuées-denticulées, la capsule plus petite, plus dressée, moins arquée, et le pédicelle beaucoup plus court.

87. ***Amblystegium connexum*** Card. sp. nova. — Monoicum, depresso-cespitosum, viride. Caulis repens, radiculosus, dense pinnatim ramosus, ramis erectis, brevibus, 5—10 millim. longis, obtusiusculis vel parum attenuatis. Folia sicca erecta, subimbricata, madida erecto-patentia, 1—1,25 millim. longa, 0,3—0,5 millim. lata, concava, late ovata vel ovato-oblonga, sat repente in acumen longiusculum acutum contracta, marginibus planis superne sinuatis vel obsolete denticulatis, nervo raro simplici, plerumque gemello, crure longiore ad tertiam partem folii vel ultra producto, cellulis alaribus permultis, quadratis vel transverse rectangulis, seriatis, granulosis, totam fere latitudinem basis occupantibus et secus margines ascendentibus, caeteris breviter linearibus, obtusis, dorso saepius leniter convexo-mamillosis. Flores masculi gemmiformes, prope femineos nascentes; folia perigonialia late ovata, subito breviuscule acuminata, integra subintegrave. Folia perichaetialia erecta, subvaginantia, subito longe et anguste acuminata, superne dentata, cellulis angustis longioribus, basi hyalinis laxiusculis, nervo distincto furcato, crure longiore ad medium vel ultra producto. Capsula in pedicello rubente laevi, siccitate inferne sinistrorsum superne dextrorsum leniter torto, 10—15 millim. longo, inclinata vel horizontalis, subcylindrica, arcuata, badia, sicca sub ore plus minus constricta, operculo obtuse conico. Exostomii dentes lutescentes, intus densiuscule lamellosi. Endostomii membrana ad medium dentium elata; processus granulosi, angusti, integri; cilia 2 vel 3, filiformia, remote nodulosa, plerumque coalita.

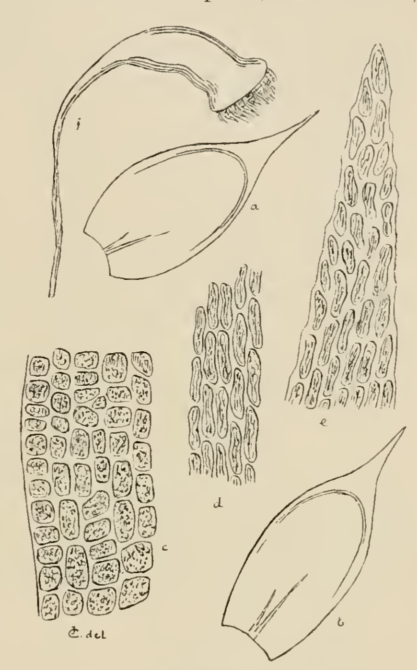


Fig. 25. *Amblystegium connexum.* *a, b,* feuilles × 26; *c,* tissu alaire × 270; *d,* tissu vers le milieu de la feuille × 270; *e,* sommet de la feuille × 270; *f,* capsule à l'état sec × 13.

Ouen-San (nos. 8, 10 et 20, c. fruct.). Kang-Ouen-To (no. 57 in parte, c. fruct.). Sine loco (no. 131, c. fruct.).

Cette espèce est à peu près intermédiaire entre l'*A. adnatum* (Hedw.) Jaeg., de l'Amérique du Nord (qui a été signalé aussi

au Japon), et l'*A. japonico-adnatum* (Broth.) Card. (*Stereodon japonico-adnatus* Broth.), du Japon; elle se distingue du premier par sa taille plus robuste, ses feuilles légèrement papilleuses sur le dos, ses folioles périchétiales plus allongées, subengaînantes, plus longuement et plus finement acuminées, et par son pédicelle plus long; elle diffère du second par ses feuilles plus largement ovales, plus brusquement contractées en un acumen moins long et moins étroit, et par ses cellules moyennes plus larges et plus courtes, brièvement linéaires: les cellules alaires sont, en outre, plus nombreuses que dans les deux espèces voisines.

88. *Hypnum stellatum* Schreb. Spic. Fl. Lips. p. 92.

Hpyeng-Yang (no. 91, ster.).

Distrib.: Europe; Asie: Caucase, Sibérie: Amérique septentrionale.

Espèce nouvelle pour la région sino-japonaise.

89. *Hypnum hispidulum* Brid. Spec. Musc. II, p. 198.

Var. ***coreense*** Card. var. nova. — A forma typica differt: ramis longioribus, pedicello altiore (15—20 millim.), tota longitudine purpureo nec apice flavido, capsula majore, intensius colorata foliisque perichaetialibus longioribus et apice erectis.

Ouen-San (nos. 5 et 24, c. fruct.).

Ces échantillons concordent si exactement par la forme et le tissu des feuilles avec l'*H. hispidulum* de l'Amérique du Nord qu'il me paraît impossible de les en séparer spécifiquement. Le type a été indiqué, en dehors de l'Amérique du Nord, en Sibérie, en Laponie, en Scandinavie et dans les Andes de la Nouvelle-Grenade.

90. *Hypnum rufo-chryseum* Sch. mss. Besch. in Ann. sc. nat. (Bot.), 1893, p. 387.

Ouen-San (no. 34, c. fruct.).

Distrib.: Japon.

Les échantillons récoltés par M. l'abbé Faurie concordent bien avec un spécimen authentique de l'espèce japonaise figurant dans ma cellection. Comme l'indique M. Bescherelle, cette Mousse diffère de l'*H. chrysophyllum* Brid. par ses feuilles plus étroites, superficiellement denticulées, à cellules alaires moins nombreuses, et par ses folioles périchétiales dentées-incisées à la base de l'acumen. Le même auteur indique encore comme caractères distinctifs de l'*H. rufo-chryseum* à l'égard de l'*H. chrysophyllum*, les folioles périchétiales dressées, non squarreuses, et la capsule plus longue: mais je possède des spécimens d'*H. chrysophyllum* de l'Amérique du Nord qui ne diffèrent pas sous ce rapport de l'*H. rufo-chryseum*.

Le *Campylium uninervium* C. Müll., du Schen-Si, que l'auteur compare à l'*H. Sommerfeltii* Myr., est, en réalité, d'après les échantillons que m'a communiqués M. le D. Levier, beaucoup plus voisin des *H. chrysophyllum* et *rufo-chryseum*, et tient à peu près le milieu entre les deux, ne différant du premier que par ses folioles périchétiales incisées-dentées à la base de l'acumen, et du second par ses feuilles plus larges, entières, et à

cellules alaires plus nombreuses: c'est donc une forme de transition, dont l'existence prouve que l'*H. rufo-chryseum* n'est pas un type bien délimité, et que l'on ne doit y voir qu'une race régionale de l'*H. chrysophyllum*.

91. *Hypnum reptile* Rich. apud Mich. Fl. Amer. bor. II, p. 315.

Kang-Ouen-To (no. 40, ster.). Seoul (no. 97, ster.).

Distrib.: Europe; Asie: Saghalin, Sibérie, Caucase; Amérique septentrionale: région orientale.

92. *Hypnum tristo-viride* (Broth.) Par. Ind. bryol. Suppl. I, p. 214. (*Stereodon tristo-viridis* Broth. in Hedwigia, 1899, p. 234).

Ouen-San (nos. 1 et 4 in parte, c. fruct.).

Distrib.: Japon.

93. *Hypnum arcuatum* Lindb. in Oefv. K. Vet. Akad. Förh. 1861, p. 371. (*H. Patientiae* Lindb. loc. cit. ut syn. *H. Lindbergii* Mitt. in Seeman's Journ. of Bot. 1864. p. 122. *Stereodon arcuatus* Lindb. Musc. scand. p. 38. *Stereodon Lindbergii* Braithw. Brit. Moss. Fl. III, p. 157).

Kang-Ouen-To (no. 62, ster.).

Distrib.: Europe; Asie: Caucase, Sibérie, Japon; Amérique septentrionale.

Var. *demissum* Sch. Syn. ed. 2, p. 758.

Kang-Ouen-To (no. 59, ster.).

Distrib.: Europe; Amérique septentrionale.

94. *Hypnum plumaeforme* Wils. in Lond. Journ. of Bot. 1848, p. 277, t. 10. (*Stereodon plumaeformis* Mitt. in Journ. Linn. Soc. (Bot.), 1864, p. 154. *Hypnum longipes* Besch. in Ann. sc. nat. (Bot.), 1893, p. 388).

Kang-Ouen-To (no. 54, ster.).

Distrib.: Japon, Chine orientale.

Il m'est impossible de distinguer de cette espèce l'*H. longipes* Besch., du Japon (Savatier, no. 754). M. Bescherelle attribue à sa plante des feuilles „subintegris vix apice subtiliter denticulatis", mais sur l'échantillon qu'il m'a lui-même communiqué, les feuilles sont, au contraire, nettement denticulées tantôt à partir du milieu, tantôt même presque dès la base, comme sur les spécimens d'*H. plumaeforme* qui figurent dans mon herbier, déterminés par M. Brotherus[1]).

95. ***Hypnum Fauriei*** Card. sp. nova. — Monoicum, depresse intricato-cespitosum, lutescenti-viride. Caulis repens, radiculosus, 4—5 centim. longus, densiuscule et irregulariter pinnatim ramosus, ramis patulis, compressulis, 4—5 millim. longis. Folia caulina subcompressa, falcatula subsymmetricave, oblongo-lanceolata, in acumen angustum elongatum subulatum producta, 1,5—2 millim. longa, 0,4—0,6 millim. lata, marginibus undique

---

[1]) M. Salmon (in Rev. bryol. 1900, p. 87) conclut également à l'identité de l'*H. longipes* Besch. (*H. longisetum* Sch. mss.) avec l'*H. plumaeforme* Wils., et il constate que sur les échantillons types d'*H. longisetum* de l'herbier de Schimper, les feuilles sont souvent vivement dentées dans le haut.

planis vel basin versus subrevolutis, inferne integris, superne remote serrulatis, nervis binis, ad tertiam partem folii vel ultra productis, cellulis anguste linearibus, flexuosis, infimis plerumque fuscis, alaribus paucis, laxioribus, hyalinis; folia ramea multo minora, 0.8—1 millim. longa et 0,25 millim. lata, compressulo-circinata, falcata, sensim longe et anguste acuminato-subulata, marginibus plerumque basin versus reflexis, superne remote serrulatis, nervis binis ad tertiam partem folii productis vel brevioribus, cellulis anguste linearibus flexuosis, alaribus paucis oblongis subquadratisve, laxiusculis, parum distinctis. Flores masculi prope femineos nascentes; folia perigonialia ovata vel oblonga, plus minus abrupte acuminata, superne sinuata vel subdenticulata. Perichaetium elongatum, angustum, cylindricum; folia perichaetialia erecta, subvaginantia, valde plicata, in acumen elongatum serratum sensim attenuata. Capsula in pedicello rubello, flexuoso, elongato, 20—35 millim. longo, siccitate superne dextrorsum torto, horizontalis subpendulave, sicca arcuato-cylindrica, sub ore plus minus constricta, 2.25 ad 3 millim. longa, 0.75 ad 1 millim. crassa, fusco-badia, operculo conico-apiculato. Endostomii dentes lutescentes, intus dense lamellosi. Exostomii membrana ad medium dentium elata; processus granulosi, in carina anguste pertusi; cilia 2 filiformia, remote nodulosa.

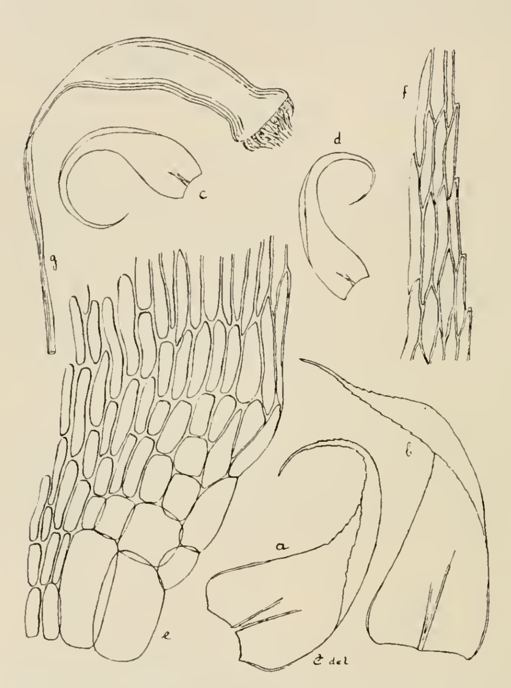


Fig. 26. *Hypnum Fauriei.* *a*, *b*, feuilles caulinaires × 26; *c*, *d*, feuilles raméales × 26; *e*, cellules alaires d'une feuille caulinaire × 270; *f*, tissu marginal de l'acumen de la même × 270; *g*, capsule à l'état sec × 13.

Ouen-San (no. 35, c. fruct.). Kang-Ouen-To (no. 39 in parte, c. fruct.).

Cette Mousse est très voisine de l'*H. subimponens* Lesq., de l'Amérique septentrionale occidentale; elle s'en distingue par ses feuilles assez fortement denticulées dans la moitié supérieure, par ses folioles périchétiales sillonnées de plusieurs plis profonds, et par sa capsule épaisse et de couleur plus foncée. Elle diffère de l'*H. plumaeforme* Wils. par sa taille moins robuste, et par ses feuilles plus étroites, partiellement révolutées aux bords, à acu-

men plus long et plus fin; enfin, on ne peut pas la confondre avec les *Stereodon Oldhami* et *brachycarpus* Mitt., en raison de la forme de sa capsule, de la longueur de son pédicelle, de son périchèze allongé, à folioles dressées et profondément plissées, etc.

96. *Hypnum Haldanianum* Grev. in Ann. Lyc. of New York, I, p. 275, t. 23. (*Stereodon Haldanei* Lindb. Contrib. p. 256).

Ouen-San (no. 21, c. fruct.). Sine loco (no. 132, c. fruct.).

Distrib.: Europe; Asie: Caucase, Sibérie, Japon; Amérique septentrionale: région orientale.

Sur ces échantillons, de même que sur un spécimen japonais communiqué par M. Brotherus, l'acumen des feuilles est plus long et plus fin que sur le type d'Europe et de l'Amérique du Nord.

97. ***Hypnum platycladum*** Card. sp. nova. — Depresso-cespitosum, lutescenti-viride, nitidulum, habitu quasdam species generis *Entodontis* simulans. Caulis repens, radiculosus, compressus, 4—5 centim. longus, irregulariter pinnatus, ramis patulis, complanatis, obtusis, inaequalibus, 4—8 millim. longis. Folia compressa, vage subsecunda, caviuscula, caulina late ovata vel elliptica, sat subito in acumen angustum longiusculum subulatum producta, 1,5—1,6 millim. longa, 0,5—0,7 millim. lata, marginibus ubique planis, inferne integris vel subintegris, e medio ad apicem plerumque distincte serrulatis, nervis binis inaequalibus, brevibus obsoletisve, cellulis mediis longe et anguste linearibus, flexuosis, superioribus brevioribus, alaribus quadratis haud dilatatis; folia ramea minora, pro more longius acuminata, caeterum similia. Reliqua desunt.

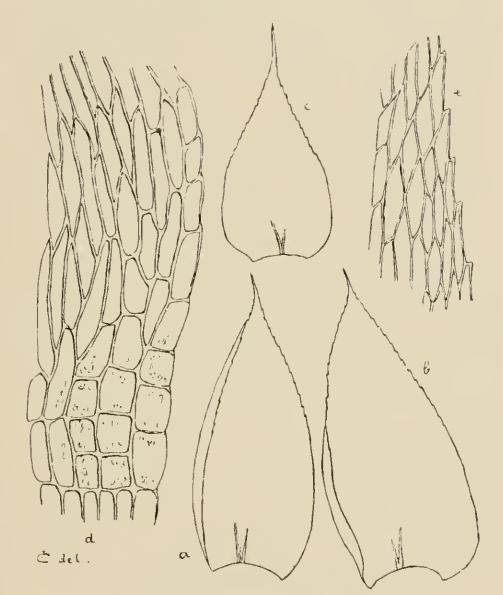


Fig. 27. *Hypnum platycladum.*
a, b, feuilles caulinaires × 26; *c,* feuille raméale × 26; *d,* cellules alaires et supraalaires × 270; *e,* tissu marginal dans la partie supérieure × 270.

Fusan (no. 80, ster.).

Diffère de l'*H. Haldanianum* Grev. par ses tiges et ses rameaux plus larges, plus comprimés, obtus, et par ses feuilles plus larges, ordinairement denticulées, à cellules alaires petites, carrées, non dilatées et concolores.

98. *Hylocomium Neckerella* C. Müll. in Nuov. Giorn. bot. ital. 1896, p. 127, 1897, p. 273, et 1898, p. 206.

Var. ***coreense*** Card. var. nova. — A forma typica schensiana differt: statura minore, colore viridi foliisque angustioribus, caulinis cellulis alaribus minus numerosis.

Ouen-San (no. 25, ster.).

Le type est connu d'assez nombreuses localités du Schen-Si. Les échantillons de Corée semblent représenter une forme appauvrie.

En terminant cette étude sur la bryologie de la Corée, je me fais un devoir de remercier ceux de mes confrères, dont les généreuses communications ont facilité mon travail: M. V. F. Brotherus, à l'obligeance de qui je suis redevable de nombreux et précieux types japonais: M. le Dr. Em. Levier, qui m'a donné une magnifique série d'espèces chinoises du Schen-Si: et M. E. S. Salmon, qui a bien voulu faire pour moi certaines comparaisons dans l'herbier de Kew. Je dois enfin payer un tribut d'affectueuse reconnaissance à la mémoire de mon regretté maître, M. Bescherelle, qui, jadis, a enrichi ma collection de la plupart des espèces japonaises décrites par lui.

Einiges über den Geotropismus der Wurzeln.

Von

B. Němec.

(Mit Tafel 1.)

Wenn man Keimwurzeln von *Lupinus albus* umgekehrt aufwärts in feuchter Luft stellt, so krümmen sich dieselben zunächst hakenförmig, dann nimmt die Krümmung jene merkwürdige Form an, welche ich an einem anderen Orte[1]) eingehend beschrieben habe. Bei *Lupinus* ist der Umstand auffallend, daß der herabgekrümmte äußerste Teil der Wurzelspitze relativ länger ist, als bei anderen, in dieser Beziehung untersuchten Arten, z. B. bei *Vicia faba, Pisum sativum, Cucurbita pepo.* Dies ist aus der beigelegten Photographie (Fig. 1) gut zu ersehen. Als Ursache dieser Erscheinung ist in erster Reihe die ziemlich bedeutende Länge der Kolumella in der Wurzelhaube von *Lupinus* zu bezeichnen, welche aus Zellen besteht, die Stärkekörner enthalten. welche sich wie spezifisch schwerere Körperchen in einer Flüssigkeit verhalten und welche ich als in Diensten der Perception des geotropischen Reizes in der Wurzelspitze stehend gedeutet habe. Die Länge dieser Kolumella beträgt immer mehr als 0,5 mm. meist 0,75 mm, jedoch sind Wurzeln mit einer 0,9 mm langen Kolumella keine Seltenheit. Die in Fig. 3 dargestellte Kolumella ist 0,912 mm lang, wobei zu bemerken ist, daß sie sich bei der Präparation (Fixieren in Pikrineisessigschwefelsäure, Härten in Alkohol. Einbetten in Paraffin) eher verkürzt (durch Schrumpfung) als verlängert haben kann. Das gilt besonders für den äußersten Teil der Haube, welcher stark verschleimt ist. Das Transversalmeristem ist etwa 0,1—0,2 mm hoch, wenn man daher von der Spitze 1 mm abschneidet, so kann vielleicht noch ein Teil der Haube zurückbleiben, gewiß bleibt jedoch noch ein Teil des die Kolumella bildenden Transversalmeristems erhalten.

[1]) Němec, B., Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36. Sp. 15.)

Die Wurzelhaube einer Keimwurzel von *Vicia faba* ist etwa 0,5 mm lang, zuweilen noch kürzer, seltener ein wenig länger. Wird eine Keimwurzel invers aufgestellt, so krümmt sie sich in ähnlicher Weise wie *Lupinus*, aber der herabgekrümmte Teil der Wurzelspitze ist viel kürzer (Fig. 2).

Wenn meine Anschauung über die physiologische Funktion der Kolumella, welche aus Zellen, die spezifisch schwerere, leicht bewegliche Körperchen enthalten, richtig ist, so wird der Impuls zur geotropischen Krümmung aufhören, wenn die ganze Columella in der Ruhelage sich befinden wird, ungeachtet, daß z. B. die hinteren Partien der eigentlichen Wurzelspitze in einer anderen Lage sich befinden. Da die Kolumella in diese Lage nach Verschiebung der Wurzel aus ihrer Ruhelage durch polarisiertes Wachstum nicht der Wurzelhaube selbst, sondern in erster Reihe (und unter normalen Bedingungen) ein solches der Spitze des eigentlichen Wurzelkörpers gebracht wird — und da weiter am Vegetationspunkt das Längenwachstum recht gering ist, so ist es leicht begreiflich, daß bei einer Wurzel, die frei ihre Reaktion ausführen kann, die größte Krümmung in einer gewissen Entfernung vom Vegetationspunkt stattfinden wird. Das läßt sich auch wirklich beobachten, und hieraus ist es erklärlich, warum der herabgekrümmte Teil der Wurzelspitze bei ursprünglich invers aufgestellten Wurzeln nicht am Vegetationspunkte selbst, sondern ein wenig hinter demselben seinen Anfang hat. Wenn die Kolumella relativ kurz ist, so ist auch der herabgekrümmte Teil relativ kurz, wenn die Kolumella relativ lang ist, so wird der herabgekrümmte Teil der Wurzelspitze auch länger sein, mag der Scheitel der Krümmung in beiden Fällen in gleicher Entfernung vom Vegetationspunkte liegen. Es wäre daher verfehlt, ohne mikroskopische Untersuchung der Länge jener Zone, welche mit spezifisch schwereren Körperchen begabt ist, auf die Länge der perzeptorischen Zone der Wurzelspitze zu schließen. Dies alles natürlich vom Standpunkte meiner Anschauung über die Art der Perzeption des Schwerkraftreizes.

Es ist weiter ersichtlich, daß, wenn diese Anschauung richtig sein soll, eine Wurzel den Schwerereiz nicht perzipieren darf, wenn man die Kolumella abschneidet. Wenn auch aus wohlbekannten Gründen derartige Resektionsversuche nicht beweisen können, daß meine Anschauung richtig ist, so könnten sie ihre Unrichtigkeit beweisen, wenn nämlich der Schwerkraftreiz auch in dem Fall perzipiert wäre, wo die Wurzelspitze der ganzen Haube beraubt wurde. Daher ist es nicht ohne Bedeutung, derartige Resektionsversuche wirklich auszuführen. Es wurden nun mit Keimpflanzen von *Lupinus albus* folgende Versuche angestellt: Den 3 cm langen Hauptwurzeln wurde $^1/_2$, 1 und $1^1/_2$ mm von den Spitzen abgeschnitten und die Wurzeln dann in feuchte, lockere Sägespäne horizontal gelegt. Wurzeln, welchen $^1/_2$ mm von der Spitze abgeschnitten wurde, waren schon nach 7 Stunden deutlich herabgekrümmt, die Krümmung betrug 42 bis 56°. Das ist auch ganz natürlich, denn den Wurzeln ist ein

Teil der perzeptorischen Kolumella geblieben. Wurzeln, welchen 1 mm, sowie auch diejenigen, welchen $1^1/_2$ mm von der Spitze abgetrennt wurde, waren gerade. 20 Stunden nach der Verwundung waren auch alle Wurzeln geotropisch gekrümmt, welchen 1 mm von der Spitze abgeschnitten wurde. Mikroskopisch untersucht, zeigten diese Wurzeln die Schnittfläche des Wurzelkörpers nicht mehr gerade, sondern konvex hervorgewölbt und eben dieser Teil der sich regenerierenden Spitze bestand aus Zellen, welche zahlreiche Stärkekörner besaßen, die sich im physikalisch unteren Teile der Zellen befanden. Die Stärkekörner färbten sich mit Jodtinktur nicht blauschwarz, sondern tiefbraun. Der ganze Komplex dieser Zellen war an gelungenen Längsschnitten sehr auffallend (Fig. 4). Wurzeln, welchen $1^1/_2$ mm von der Spitze abgetrennt wurden, waren gerade, sie besaßen auch keine Zellen mit abwärts fallenden Stärkekörnern.

Man sieht, daß Wurzeln, welchen ein Teil des perzipierenden Zellenkomplexes gelassen wurde, sehr früh nach der Verwundung geotropisch reagieren, daß Wurzeln, welche dieses ganzen Zellenkomplexes beraubt wurden, sehr früh diesen Komplex regenerieren und zwar nicht durch Neubildung der spezifisch schwere Körperchen enthaltenden Zellen, sondern in erster Reihe durch Neubildung der spezifisch schwereren Körperchen und Umbildung bestimmter Eigenschaften des Protoplasmas in bestimmten Zellen, so daß dann ihre Stärkekörner leicht beweglich werden. Mit dieser Regeneration des perzeptorischen Zellenkomplexes kehrt auch die geotropische Reizbarkeit zurück. Je weiter vom Vegetationspunkt der Schnitt, durch welchen ein Teil der Wurzelspitze entfernt wurde, desto später tritt die Neubildung des perzeptorischen Zellenkomplexes auf. Die Resultate der Resektionsversuche stimmen mit meiner Anschauung gut überein, obzwar sie ihre Richtigkeit, was nochmals hervorgehoben werden mag, nicht beweisen können, weil der Wundreiz selbst und die Entfernung der Organspitze beträchtliche Veränderungen der Perzeptions- und Reaktionsfähigkeit eines Organes herbeiführen können, wie das schon aus Rotherts Studien über Heliotropismus zu folgern ist. Ich will nur noch bemerken, daß auch diese Versuche die Richtigkeit der Wachtelschen Angaben bestätigen, daß die Wiederkehr der geotropischen Perzeptionsfähigkeit der dekapitierten Wurzeln vor der vollständigen Regeneration der äußersten Wurzelspitze erfolgt und daß sie mit der einsetzenden Kallusbildung zusammentrifft.[1]) In allen meinen Versuchen handelte es sich nicht um die Kallusbildung selbst, sondern um die Erscheinung von Zellen mit spezifisch schwereren Körperchen.

Meine Versuche mit invers gestellten Wurzeln[2]) ersetzen in einem gewissen Grade Czapeks Käppchenversuche, gegen

---

[1]) Rotherts Referat in Bot. Ztg. 1899. Abt. II, Sp. 227.

[2]) Ich bereite eine größere Arbeit über das Verhalten invers gestellter Wurzeln vor.

welche sie den Vorteil haben, daß die Wurzelspitze nicht passiv genötigt ist eine Krümmung auszuführen, da die Wurzel selbst durch aktive geotropische Reaktion die Krümmung der Spitze zustande bringt. Man ersieht aus einem mit mehreren Individuen angestellten Versuche sofort, daß es bei Erreichung der Ruhelage nicht auf die Lage der Streckungszone, sondern der Spitze selbst ankommt. Jene kann alle möglichen Lagen einnehmen, wogegen der äußerste Teil der Wurzelspitze bei allen Individuen ungefähr dieselbe Richtung zeigt (Fig. 1, 2). Wird nun diesem äußersten Teile der Wurzel eine andere Lage gegeben, so erfolgt bald eine geotropische Krümmung. Dabei geht der größte Teil der ursprünglichen Krümmung der äußersten Wurzelspitze verloren, was entweder durch den Autotropismus selbst, oder in bestimmten Lagen gleichzeitig mit Hilfe des gegen diese Krümmung arbeitenden Geotropismus geschieht. In Figur 5 sind einige Wurzeln dargestellt, welche ursprünglich invers und nach 48 Stunden, wo sie Krümmungen, wie etwa in Figur 1 dargestelt ist, aufwiesen, umgekehrt und mit der Spitze horizontal gestellt wurden, so jedoch, daß die eventuelle geotropische Krümmung in der Ebene der ursprünglichen Krümmungen geschehen mußte. Bei der Wurzel *c* ist die ursprüngliche Krümmung der äußersten Wurzelspitze ganz verloren gegangen, bei den übrigen zwei Wurzeln ist wenigstens ihr Rest (bei *x*) erhalten geblieben. In diesen Versuchen hat man es mit völlig normalen Wurzeln zu tun, welche keine andere Richtungskrümmungen ausführen, als eben geotropische. Sie beweisen, daß die älteren Partien der Wurzelspitze in allen möglichen Richtungen wachsen können, wenn nur die äußerste Spitze sich in der Ruhelage befindet. So wuchs die Streckungszone der inversgestellten Wurzel *a* in Fig. 5 zunächst schief aufwärts, dann nach der Umkehrung wuchs sie wieder fast gerade in horizontaler Richtung — nur die äußerste Spitze war in die Ruhelage herabgekrümmt.

Mit den Keimwurzeln der Erbse lassen sich Versuche ausführen, welche wohl die diesbezüglichen Versuche von Czapek[1]) mit passiv gekrümmten Wurzelspitzen ersetzen können. Ich stellte Wurzeln von *Pisum sativum*, die etwa 4 cm lang waren, invers jedoch ein wenig schief an die Glaswand eines Sachsschen Zinkkastens und verschüttete dieselben mit sehr lockeren, feuchten Sägespänen. Der Zinkkasten wurde ins Dunkle gestellt und die Wurzeln nach 36 Stunden photographiert. Sie waren ziemlich schwach gekrümmt, ihre Streckungszone wuchs gerade, die äußerste Spitze war ein wenig herabgekrümmt (Fig. 6 *x*). Nun wurde der Kasten so gestellt, daß die äußerste Wurzelspitze in senkrechter Lage sich befand.[2]) Es fand dann bei einigen

[1]) l. c. pag. 355. Eine neue Art des Nachweises der geotropischen Sensibilität der Wurzelspitze.

[2]) Auf die Wurzeln wirkte dann die Schwerkraft in der Richtung β ein (Fig 6).

Wurzeln oberhalb der ursprünglichen Krümmung eine neue, in entgegengesetzter Richtung stattfindende Krümmung statt, welche die Wurzelspitzen wieder in eine schiefe Lage zur Schwerkraftrichtung brachte (Fig. 6, *a—c*). In anderen Fällen richtete sich die äußerste Wurzelspitze, nachdem sie in eine senkrechte Lage gebracht wurde, gerade und krümmte sich hiernach schwach aufwärts, sodaß von der ursprünglichen Krümmung keine Spur übrig blieb. Man sieht jedoch auch hier, daß es bei der geotropischen Krümmung darauf ankommt, in welcher Richtung sich die äußerste Spitze befindet. Dies gilt jedoch nicht bloß für die Hauptwurzeln, sondern auch für Seitenwurzeln. Versuche, welche ich mit üppig wachsenden Wurzeln von *Vicia faba* in den Sachsschen Zinkkästen ausgeführt habe, ergaben bei Inversstellung der Seitenwurzeln unzweifelhaft analoge Ergebnisse, wie ich sie an Hauptwurzeln beobachtet habe.

Einen Nachteil hat die Methode der Inversstellung der Wurzeln. Die Spitzen erreichen nämlich sehr selten die senkrechte Ruhelage. Dies geschieht noch am ehesten bei sehr jungen Wurzeln. Die älteren Wurzeln stellen ihre Krümmung früher ein, bei einigen Pflanzenarten wachsen sie überhaupt schief aufwärts.[1]) Auch erscheint die Herabkrümmung der äußersten Wurzelspitze nicht bei allen Wurzeln, besonders nicht bei älteren und ganz jungen. Bei *Pisum* krümmen sich 1—1,5 cm lange Wurzeln hakenförmig herab, ihre Spitzen erreichen die senkrechte Lage. 1,5—2,5 lange Wurzeln erreichen kaum mehr die Lotrichtung, ihre Streckungszonen wachsen schief abwärts, wobei die Spitze nicht herabgekrümmt ist, oder sie wachsen etwa horizontal, die äußerste Spitze ist stark herabgekrümmt. Zwischen beiden Fällen findet man natürlich Übergänge. Doch erreicht in allen Fällen die äußerste Wurzelspitze etwa dieselbe Lage. 2,5 bis 4 cm lange Wurzeln erreichen ebenfalls nicht die Lotrichtung, die Streckungszone wächst horizontal oder schief aufwärts, die äußerste Wurzelspitze ist schwächer herabgekrümmt. Ältere Wurzeln wachsen meist schief aufwärts, ihre äußerste Spitze erreicht kaum die Horizontale, oder dieselbe ist garnicht gekrümmt. Analoge Verhältnisse weist *Vicia faba* auf. Ich werde später eingehender über diese Versuche, die an zahlreichen Pflanzenarten ausgeführt wurden, referieren. Hier sei nur noch die Frage berührt, worin der Grund liegt, daß die Wurzelspitzen nicht die Lotrichtung erreichen. Ich habe angenommen, daß die Wurzeln ihren Geotropismus ändern und plagiotrop werden. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß neben dieser Umstimmung noch der Autotropismus gegen eine scharfe Herabkrümmung der äußersten Wurzelspitze arbeitet. Daß sich an Wurzeln der Autotropismus deutlich äußern kann, ist sicher. Wenn man Wurzeln, die 48 Stunden invers gestellt waren, auf einen Klinostaten ro-

[1]) Vgl. Detmer, E., Das kleine pflanzenphysiologische Praktikum, pag. 226.

tieren läßt, so zeigen sich ähnliche Vorgänge, wie sie Baranetzky an geotropisch gekrümmten Ästen beobachtet hat. Die Krümmung der äußersten Wurzelspitze gleicht sich aus, sie geht in eine entgegengesetzte über, gleicht sich wieder aus, es erscheint wieder eine Krümmung in der ursprünglichen Richtung usw. Ich habe sogar ein dreimaliges Ausgleichen der Krümmung und ein dreimaliges Wiederauftreten derselben beobachtet. Man kann jedoch einwenden, daß es sich da vielleicht um plagiotrope, dorsiventrale Organe handelt und daß die periodischen Krümmungen geotropische Krümmungen waren, wobei immer wieder in entgegengesetzter Richtung die Dorsiventralität neu induziert und hierauf umgestimmt wurde. Dagegen spricht der Umstand, daß solche Wurzeln, welche durch eine Verwundung der geotropischen Reizbarkeit beraubt wurden, ebenso einen autotropischen Ausgleich der Krümmung, ja eine entgegengesetzte und wieder zurückgehende Krümmung aufweisen, für die Anschauung, daß in den erwähnten Versuchen am Klinostaten tatsächlich mit dem Autotropismus der Wurzeln zusammenhängende Erscheinungen beobachtet wurden.

Doch ist aus nachfolgenden Beobachtungen zu schließen, daß der Anteil des Autotropismus an der Schiefstellung der Wurzelspitze bei inversgestellten Wurzeln sehr klein ist und daß hier andere Momente in Betracht zu ziehen sind. Bei verschiedenen Arten erreichen manche inversgestellte Wurzeln eine schiefe Lage und verbleiben in derselben, ohne an der äußersten Spitze eine Krümmung aufzuweisen. So kommt dies z. B. häufig bei den Keimwurzeln von *Zea Mais* und *Vicia sativa* vor. Werden die Wurzelspitzen solcher Pflanzen in senkrechte Richtung gebracht, so zeigen die Wurzelspitzen nach ein paar Stunden eine deutliche Aufwärtskrümmung, ähnlich wie dies Seitenwurzeln in solchen Versuchen aufweisen. Diese Krümmung ist wohl keine antagonistische Tätigkeit wie wir sie am Klinostaten an Wurzeln beobachten, deren äußerste Spitze gekrümmt war. Denn eben eine Krümmung, welche als Reiz eine antagonistische Tätigkeit in der Wurzelspitze auslösen könnte, fehlt in den soeben besprochenen Versuchen mit geraden, schief wachsenden Wurzeln. Ich meine daher, daß man eine Umstimmung des Geotropismus in den inversgestellten Wurzeln annehmen muß. Sehr interessant waren in dieser Beziehung Versuche, in welchen etwa 1,5 cm lange Wurzeln von *Vicia faba* bei einer höheren, günstigen Temperatur von 25—28° C. invers gestellt wurden. Die Krümmung geht da energisch vonstatten, es tritt zuweilen eine Überkrümmung auf, die Wurzelspitze hebt sich dann jedoch ein wenig aufwärts und wächst schief. In einigen Fällen hat sich bloß der äußerste Teil der Wurzelspitze gehoben, der hintere Teil wuchs vertikal und gerade.

Ich habe immer beobachten können, daß die geringsten Variationen in der definitiven Lage einzelner Teile der Wurzelspitze in Versuchen mit mehreren inversgestellten Wurzeln jenen Teil der Spitze betreffen, welcher der Wurzelhaube entspricht

und habe daher eben dieser eine besondere Bedeutung für die Perzeption des Schwerkraftreizes beigelegt.

Nach Czapek müßte man bei *Vicia faba* die vordersten 1,5 mm der Wurzelspitze vertikal abwärts ablenken, um in seinem Käppchenversuch keine geotropische Krümmung zu erhalten. Es sollte daher nicht ausreichen, bloß die Haube abzulenken.

Es ist mir nicht gelungen, mit Glaskappen exakte Versuche anzustellen, in welchen eben nur die Haube abgelenkt gewesen wäre. Dies schien zuweilen im ersten Stadium des Einwachsens der Wurzelspitze in die Glaskappe der Fall zu sein, bei mikroskopischer Prüfung erwiesen sich jedoch die Zellen solcher Hauben abnorm zusammengedrückt, es erschienen dann in kallusartig verlängerten Zellen des Wurzelmeristems vor der Haube spezifisch schwerere Stärkekörner, und dies mag der Grund sein, weshalb in solchen Versuchen auch nach Ablenkung der Haube in der oben angeführten Lage eine geotropische Reaktion nicht ausbleiben muß. In meinen Versuchen war nämlich der perzeptorische, d. h. der mit spezifisch schweren Körperchen versehene Zellenkomplex zurück vor die alte Wurzelhaube gerückt, im obigen Fall konnte daher die Reaktion bloß ausbleiben, wenn auch diese Zone des neuen perzeptorischen Zellenkomplexes abgelenkt gewesen wäre.

Noll[1]) bemerkt, daß die Mieheschen Versuche, welche eine tonische Prävalenz der Gipfelteile und ihren daher rührenden korrelativ-determinierenden Einfluß auf die geotropische Reaktion älterer Organe beweisen, die Berechtigung der Lokalisierung der geotropischen Perzeption auf die Wurzelspitze zweifelhaft machen. Übrigens ist auch nach Jost[2]) die Frage nach der Funktion der Wurzelspitze bei der Perzeption des geotropischen Reizes noch nicht endgültig erledigt, besonders nach der Arbeit von Richter[3]). Ich bekenne, daß ich selbst bei der Ausführung der Käppchenversuche Resultate erhalten habe, welche öfters ähnlich ausfielen, wie es Wachtel oder Richter angeben. Aber dies ist wohl begreiflich, denn die Wurzelspitze wurde dabei einerseits passiv gekrümmt und eine solche Krümmung könnte vielleicht Reaktionen auslösen, welche einerseits traumatropen Krümmungen nahestehen, anderseits mit dem Autotropismus der Wurzeln zusammenhängen könnten. Weiter ist nicht zu vergessen, daß in solchen Versuchen die Wurzel immer, besonders aber bei nicht passend hergestellten Glaskäppchen in Berührung mit einem festen Körper steht, daß die Berührung an verschiedenen Teilen der Wurzelspitze verschieden groß ist, so daß auch thigmotropische Reaktionen nicht ausgeschlossen sind. Ich habe nämlich am Klinostaten bei Wurzeln von *Vicia faba*

---

[1]) Noll, F., Zur Kontroverse über den Geotropismus. (Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 20. 1902.)

[2]) Bot. Ztg. Abt. II. 1903, p. 26.

[3]) Richter, E., Zur Frage nach der Funktion der Wurzelspitze. Wien. 1902.

— trotz den negativen Resultaten von Newcombe[1]) — ganz deutliche Krümmungen erhalten, wenn die Wurzeln in Berührung mit Glasstäben (von 2,5 mm Durchmesser) standen. Wenn daher die Käppchenversuche nicht beweiskräftig sind, so will ich nochmals auf meine Versuche mit invers gestellten Wurzeln hinweisen, deren Ergebnisse sich kaum anders erklären lassen als durch die Annahme, daß in der Spitze der geotropische Reiz perzipiert wird. Ich habe die Versuche in mannigfachen Variationen angestellt und immer mit demselben Resultate. Störend wirkt nur der Umstand, daß die invers gestellten Wurzeln plagiotrop werden, sodaß ihre Spitzen die Vertikale sehr selten erreichen. Hiermit kombiniert sich bei länger als 48 Stunden andauernden Versuchen der Autotropismus der Wurzeln sowie andere Umstände, welche die typische Form der Krümmung bei invers gestellten Wurzeln verändern, was jedoch keineswegs ins Gewicht fällt.

Czapek hat jüngst einige recht interessante Beobachtungen über Stoffwechselprozesse in der geotropisch gereizten Wurzelspitze veröffentlicht[2]), aus welchen er schließt, daß die stärkeführenden Haubenzellen allein nicht das sensible Organ der Wurzeln darstellen. Es handelt sich nämlich erstens darum, daß die geotropisch gereizten Wurzeln eine Vermehrung der Homogentisinsäure im Vergleiche mit ungereizten Wurzeln aufweisen. Allerdings variiert schon unter normalen Verhältnissen in ungereizten Wurzeln die Menge der Homogentisinsäure beträchtlich. Je 100 Wurzelspitzen von *Lupinus albus* besitzen 5,8—6,6 mg. dieser Substanz. In gereizten Wurzeln schwankt diese Menge zwischen 6,15—7,4 mg. Ebenso variieren bei ungereizten Wurzeln die Verhältnisse der Oxydasenwirkung auffallend. Obzwar es möglich wäre, daß alle diese Verhältnisse, welche man bei gereizten und ungereizten Wurzeln beobachtet, noch im Bereiche der individuellen Variabilität liegen, machen es doch die fortgesetzten Versuche von Czapek sicher, daß sich gewisse Unterschiede in Stoffwechselprozessen geotropisch gereizter und ungereizter Wurzeln feststellen lassen. Dann ist wohl anzunehmen, daß diese Unterschiede durch die Verschiebung der Wurzel aus ihrer Ruhelage bewirkt werden. Auch die geotropische Reaktion kann eben darum, weil sie mit der Lage der Wurzeln zusammenhängt, mit chemischen Veränderungen in der Wurzel verknüpft sein, sie kann jedoch bloß darum mit der Reaktion verknüpft sein, weil die Reaktion eben eine Lageveränderung und schließlich das Überführen der Wurzel in die Ruhelage zur Folge hat. Es ist keineswegs durch Czapeks Versuche erwiesen, daß die erwähnten Veränderungen in der Wurzel in jene Kette von Vorgängen gehören, welche in ihrem Endgliede zur geotropischen

---

[1]) Newcombe, Sachs' angebliche thigmotropische Kurven an Wurzeln waren traumatropisch. (Beih. z. bot. Centralbl. Bd. 12. 1902.)

[2]) Czapek, F., Stoffwechselprozesse in der geotropisch gereizten Wurzelspitze und in phototropisch sensiblen Organen. (Ber. d. D. bot. Ges. 1902.)

Reaktion führt, ja es ist wohl möglich, daß sie mit derselben überhaupt nicht zusammenhängt. Ehe ich diese Möglichkeit begründen werde, will ich jener Angaben gedenken, welche in Czapeks Mitteilung gegen die Richtigkeit meiner Anschauung von der Bedeutung der Statolithenstärke in der Kolumella der Wurzelhaube angeführt werden. Czapek sagt (l. c. p. 468), daß sich bei Wurzeln, „denen man $^1/_2$ mm Spitze genommen hat, welche also keine Statolithenzellen mehr enthalten können, die Vermehrung des Homogentisinsäuregehaltes nach Horizontallagen fast in normalem Grade nachweisen läßt; ja auch nach Wegnahme von 1 mm der Spitze.“ Ich verweise hier auf meine Angaben über die Länge der Haube bei *Lupinus*. Dieselbe ist zuweilen fast 1 mm lang, immer länger als 0,5 mm. Wenn daher 0,5 mm der Wurzelspitze abgenommen wird, so bleibt noch ein beträchtlicher Teil der Statolithenzellen mit dem Wurzelkörper in Verbindung. Nach Wegnahme von 1 mm hat die Wurzel die Fähigkeit, leicht bewegliche Körperchen rasch herauszubilden, weil der Schnitt in der Nähe des Kalyptrogens (hier eigentlich des Transversalmeristems) geführt wurde. Daher diesem Kalyptrogen auch eine große, allerdings indirekte Bedeutung für die geotropische Reizbarkeit zukommt, was schon aus Firtschs Versuchen hervorgeht. Czapeks Angaben sprechen also nicht entschieden gegen die Richtigkeit meiner Anschauung.

Ich will jedoch annehmen, daß die von Czapek angegebenen chemischen Veränderungen wirklich auch in Wurzeln stattfinden, welche absolut keine Statolithenzellen mehr besitzen. Es fragt sich da, ob derartige Veränderungen mit jener Perzeption ursächlich verbunden sein müssen, welche zur motorischen geotropischen Reaktion führt. Es wäre ja möglich, daß die Schwerkraft auf zwei verschiedene Arten auf die Pflanzenorgane wirkt. Einerseits mit Hilfe von spezifisch schwereren Körperchen, anderseits in einer anderen Art, z. B. durch den Druck von aufeinander liegenden Zellschichten. Es wäre möglich, daß bloß eine Perzeption zur geotropischen Reaktion führt, die andere bloß irgend welche chemische Veränderungen hervorbringt, welche mit der motorischen Reaktion nichts zu tun haben, und welche zwar mit der Lageveränderung direkt verknüpft sind, jedoch nicht mit der geotropischen Reaktion an sich. Sie verschwinden nach Vollendung derselben, weil dann die Wurzel ihre Ruhelage wieder erreicht hat.

Es hätte also das Pflanzenorgan die Möglichkeit, auf zweierlei Weise die Schwerkraftwirkung zu perzipieren, aber nur die eine Art der Perzeption würde zur motorischen Reaktion führen, die andere nicht. Ich muß mit Nachdruck bemerken, daß sich in der Wurzelhaube ganz sicher eine Reaktion nachweisen läßt, welche mit der Lage der leicht beweglichen spezifisch schwereren Körperchen ursächlich zusammenhängt und da die Lage dieser Körperchen mit der Lage der Wurzel inbezug auf die Schwerkraftrichtung zusammenhängt, so hängt auch die erwähnte Reaktion

in den Haubenzellen mit der Schwerkraft zusammen. Ich meine hier die in den Haubenzellen leicht zu beobachtenden Plasmaansammlungen. Diese Reaktion beweist, daß die Schwerkraftwirkung in einigen Zellen der Wurzelhaube mit Hilfe der spezifisch schwereren Körperchen perzipiert wird. Es fragt sich jedoch, ob diese Perzeption der Schwerkraft, die sich gewiß nicht leugnen läßt und welche auch in abgeschnittenen Hauben vor sich geht, mit der motorischen Reaktion ursächlich verknüpft ist, d. h. ob diese durch Vermittlung jener Perzeption ausgelöst wird. Nimmt man an, daß auch ohne Statolithenzellen in der Wurzel die Schwerkraftwirkung gewisse Vorgänge und zwar eben jene chemische Veränderungen hervorrufen kann, so muß dies auf Grund einer anderartigen Perzeption geschehen sein und auch hier fragt es sich, ob diese Perzeption zu der geotropischen motorischen Reaktion führt.

Es könnte zwar sein, daß es beide sind, das scheint mir jedoch unwahrscheinlich zu sein, und zwar hauptsächlich auf Grund von Versuchen, welche ich an stärkefreien Wurzeln von *Allium*[1]) angestellt habe und inbetracht der analogen Beobachtungen an winterlich entstärkten Stengeln, welche Haberlandt[2]) mitgeteilt hat. Es könnte z. B. sein, daß in der Wurzel der Schwerkraftreiz, wie schon hervorgehoben wurde, in ähnlicher Weise perzipiert wird, wie sich das Czapek[3]) vorgestellt hat. Diese Perzeption könnte nun jene chemischen Veränderungen bewirken, von welchen oben die Rede war. Sie könnte unvermeidbar sein, weil eben jener Druck, wie ihn Czapek als das perzipierte Agens annimmt, wirklich in der Pflanze nach ihrer Verschiebung aus der Ruhelage vorhanden sein muß. Es hat jedoch Noll[4]) darauf hingewiesen, daß es für die Pflanze häufig unvorteilhaft wäre, auf solchen Druck motorisch zu reagieren, vom teleologischen Standpunkte wäre es also gut begreiflich, wenn in der Pflanze diese Perzeption wirklich zu keiner motorischen Reaktion führen würde.

Da diese Erklärungen allzu hypothetisch klingen könnten, so will ich bemerken, daß man analoge Erklärungen geben müßte, wenn man den Vorgängen, welche durch den Druck der leicht beweglichen Stärkekörner in der Wurzelhaube ausgelöst werden, keine Bedeutung für die geotropische Reaktion zuschreiben wollte. Jene Plasmaansammlungen selbst, welche durch die Schwerkraftwirkung ausgelöst wurden, müssen allerdings nicht mit der motorischen Reaktion direkt verbunden sein, das soll nachdrücklich hervorgehoben werden, sie sind jedoch ein Zeichen, daß durch die Lageveränderung der leicht beweglichen Stärkekörner, die durch die Schwerkraft bewirkt wurde, in den

[1]) Němec, B., Die Perzeption des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. (Ber. d. D. bot. Ges. 1902. p. 340.)

[2]) Haberlandt, G., Zur Statolithentheorie des Geotropismus. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38.)

[3]) Czapek, F., Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32.)

[4]) Noll, F., Über Geotropismus. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 34.)

Haubenzellen gewisse Reizvorgänge ausgelöst werden und eben diese Vorgänge könnten einerseits mit der motorischen Reaktion ursächlich verbunden sein, anderseits als Nebenerscheinung die Plasmaansammlung hervorrufen. Daß die Plasmaansammlungen an sich selbst nicht mit der motorischen Reaktion zusammenhängen müssen, scheint mir der Umstand wahrscheinlich zu machen, daß dieselben in den von mir untersuchten Farnwurzeln nicht sicher zum Vorschein kommen. Wenn dies richtig ist, so haben wir weiter in denselben ein Analogon zu den von Czapek beobachteten chemischen Vorgängen, was ihren Zusammenhang mit der Lage der Wurzel betrifft. Wie diese nach Verschiebung der Wurzel aus ihrer Ruhelage entstehen, nach jeder Rückkehr in dieselbe verschwinden, so ist das auch bei den Plasmaansammlungen in der Keimwurzel der Fall, obzwar sie mit der Reaktion ursächlich nicht verknüpft sein müssen, d. h. dieselbe nicht bewirken oder kein Glied jener Kette von Erscheinungen bilden müssen, welche ihren Schluß in der motorischen Reaktion findet.

Als Stütze meiner Anschauung, daß bloß die Perzeption des Schwerkraftreizes, welche mit Hilfe der spezifisch schwereren Körperchen zustande gekommen ist, zur geotropischen Reaktion führt, möchte ich noch weitere Beobachtungen an operierten Wurzeln anführen. Schneidet man Wurzeln von *Vicia faba* etwa 1 mm von der Spitze ab und legt sie dann horizontal, so lassen sich, besonders wenn der Versuch bei günstigen Temperaturen (25—28° C.) ausgeführt wird, beträchtliche Variationen in der Zeit des Auftretens der Reaktion feststellen: einige Wurzeln zeigen schon nach 15 Stunden eine deutliche Reaktion, andere sind noch gerade. Untersucht man die Wurzeln mikroskopisch, so findet man in jenen, welche schon reagieren, Zellen mit leichtbeweglichen Stärkekörnern, in den geraden jedoch keine solche Körner. Da nun die Verwundung bei beiderlei Wurzeln die gleiche war, so ist in Differenzen des Wundshocks kaum die direkte Ursache des verschiedenen Verhaltens der Wurzeln zu suchen. Es ist daher nicht gut einzusehen, weshalb die Wurzeln, wenn spezifisch schwerere Körperchen die Reizperzeption nicht bewirken sollten, nicht gleichmäßiger zu reagieren beginnen und weshalb das Auftreten der Reaktion gleichzeitig mit der Differenzierung der mit leicht beweglichen Stärkekörnern versehenen Zellen auftritt, d. h. so auffällig mit der variierenden Differenziation dieser Zellen koinzidiert. Ich habe schon früher solche Fälle beschrieben.

Es enthalten auch Czapeks Untersuchungen über die chemischen Veränderungen in geotropisch gereizten Wurzeln keine zwingenden Gründe gegen die strenge Form meiner Anschauung von der Perzeption des Schwerkraftreizes in der Wurzel. Sollte es Czapek gelingen, den ursächlichen Zusammenhang jener Veränderungen mit der geotropischen Reaktion zu erweisen oder so wahrscheinlich zu machen, wie mir der Zusammenhang zwischen dem Vorhandensein der leicht beweglichen Stärke-

körner und der Reizkette, welche schließlich zu einer motorischen Reaktion führt, wahrscheinlich zu sein scheint, so bin ich gerne bereit anzuerkennen, daß diese Körner nicht allein die Perzeption des Schwerkraftreizes vermitteln. Wir hätten dann einen Fall vor uns, der Noll recht geben würde, wenn er über Haberlandts und meine Anschauung sich skeptisch geäußert hatte.[1]) Er hat zwar anerkannt, daß bis jetzt noch keine Fälle bekannt geworden sind, die mit der Statolithen-Hypothese nicht vereinbar wären, daß aber derartige Verhältnisse bei weiteren Forschungen in dieser Richtung jederzeit einmal gefunden werden könnten. Anderseits sind ganz einwandfreie Beweise, die unsere Anschauung zur Gewißheit bestätigen könnten, schwierig zu erbringen; immerhin ist es jedoch sehr wichtig, daß sich die Anschauung von der Statolithen-Funktion der spezifisch schwereren Körperchen in so vielen Fällen und unter so variierten Verhältnissen bewährt hat. Einen Anstoß nimmt Noll noch an der Unregelmäßigkeit der perzeptorischen Zellen ,wogegen die supponierten geotropischen Reisfelder eine geometrische Regelmäßigkeit fordern (l. c. p. 426). Ich bemerke zunächst, daß eben jene Zellen, welche ich mit Haberlandt als perzeptorische gedeutet habe, auffallenderweise zu den regelmäßigsten Gewerbearten gehören. So z. B. sowohl die Zellen der Stärkescheide, als auch jene der Haubenkolumella. Im übrigen ist in dieser Beziehung auf Haberlandts neueste Ausführungen (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38, hinzuweisen.

Auch wenn die perzeptorischen Zellen ganz unregelmäßig wären, so muß betont werden, daß eine streng geometrische Regelmäßigkeit der Zellen nicht notwendig zu postulieren ist. Versuche an operierten Hauben haben mich belehrt, daß die Pflanze jene Bezirke der Plasmahäute, an welchen nach Umkehrung der Wurzel Plasmaansammlungen entstehen, ganz regelmäßig zu verteilen vermag, daß sie z. B. die operativ gestörte Symmetrie derselben wieder herstellt und es ist wohl leicht zu denken, daß es auch in ganz unregelmäßigen Zellenkomplexen möglich wäre, eine ganz regelmäßige Verteilung bestimmt qualifizierter Bezirke der Plasmahäute zu erreichen. Wenn man sich vorstellt, daß jene Bezirke der Plasmahäute in Haubenzellen, auf welchen unter gewissen Umständen die dichten Plasmabeläge entstehen, den nicht reizbaren Teilen der geotropischen Reizfelder entsprechen — wofür ich allerdings keine anderen Beweise habe, als jene, daß Wurzeln ihre Reaktion immer einstellen, wenn die Stärkekörner bloß auf diese Bezirke zu liegen kommen, oder wenn dieselben einer ringsum gleichmäßig verteilten Fläche der „reizbaren“ Partien anliegen — so hat man ein anschauliches Beispiel, wie man sich die Ausbildung eines regelmäßigen Reizfeldes aus Zellenkomplexen von unregelmäßiger Form vorzustellen hat.

---

[1]) Noll, F., Zur Kontroverse über den Geotropismus. (Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 20. 1902.)

Noll hält auch jetzt noch an seiner Anschauung fest, daß, diskrete, spezifisch schwerere oder leichtere Körperchen als Vermittler der primären Geoperzeption zu denken sind. Es scheint ihm jedoch möglich — oder wahrscheinlich zu sein, daß vielleicht solche Vorrichtungen jenseits des direkt Wahrnehmbaren zu vermuten sind. Ich möchte hier nicht die Bemerkung unterdrücken, daß es fraglich ist, ob überhaupt so kleine Gebilde — Hohlräume mit einem spezifisch schwereren oder leichteren Körperchen — physikalisch in jenem Sinne funktionieren können, wie das für Statozysten nötig ist. Es wäre ja möglich, daß dann die Schwerkraftwirkung durch die in so kleinen Organen wirkenden Molekularkräfte in ähnlicher Weise beträchtlich in Hintergrund tritt, wie das Noll für die Druckwirkung des Körnerplasmas und Zellsaftes unter gleichzeitiger Wirkung schon eines mäßig hohen Turgors anschaulich macht (l. c. p. 425). Man müßte die supponierten Statozysten etwa in der Plasmahaut suchen, man findet hier jedoch auch bei Anwendung der stärksten Vergrößerungen nichts, was sich mit einigem Recht als jene Organe bezeichnen ließe. Die Größe dieser Organe, wenn sie überhaupt funktionieren sollen, darf meiner Meinung nach nicht unter eine bestimmte Grenze sinken. Ich will noch auf die Vakuolen hinweisen, welche vielleicht in einigen Fällen in Diensten der Perzeption des geotropischen Reizes stehen könnten. Ich fand bei zahlreichen Pflanzen, daß sich in einigen Zellen die Vakuolen wie spezifisch leichtere Körperchen verhalten, sie steigen nämlich in den physikalisch oberen Teil der Zellen. Man hat in denselben höchst wahrscheinlich Körper, welche passive Bewegungen ausführen. Hingegen habe ich in meiner letzten[1]) Mitteilung darauf hingewiesen, daß Kerne, welche in die physikalisch oberen Teile der Zellen aufsteigen, wahrscheinlich Reizbewegungen (negativ-geotaktische) ausführen. Dies hat auch Andrews[2]) bestätigt, in dessen Ausführungen auf Grund von Zentrifugalversuchen die Bewegungen der negativ-geotaktischen Kerne (wohl ohne zwingende Beweisgründe) für aktive Bewegungen erklärt werden.

Bei den Untersuchungen über die Verteilung der mit leichtbeweglichen Stärkekörnern versehenen Zellen ergab sich ein interessantes Resultat, das bei einigen Organen, z. B. den meisten Wurzeln sowie bei der Plumula einiger Graskeimlinge die perzeptorischen Zellen unter- oder oberhalb der reagierenden Zone liegen. Das kann auch aus Versuchen, welche Darwin und Massart[3]) ausgeführt haben, mit einigem Recht geschlossen werden, obzwar gegen dieselben Miehe[4]) einen interessanten

[1]) Němec, B., Die Perzeption des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. (Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 20. 1902.)

[2]) Andrews, F. M., Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38.)

[3]) Massart, J., Sur l' irritabilité des Plantes supérieures. (Mém. de l' Acad. royale de Belgique, T. 62. 1902.)

[4]) Miehe, H., Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 37.)

Einwand erhoben hat. Hingegen habe ich ausdrücklich auf Fälle[1]) hingewiesen, wo die perzeptorischen Zellen nur teilweise oberhalb oder unterhalb der reagierenden Zone liegen, teilweise jedoch in derselben sich befinden. Und schließlich habe ich auch z. B. Grasknoten angeführt, bei welchen die reagierende und perzipierende Zone — wenigstens bei älteren Knoten — zusammenfallen kann. Es ist daher nicht richtig, wenn Miehe (l. c. pag. 59) angibt, ich schreibe, daß die perzeptorische Zone stets über der sich krümmenden Partie nach der Spitze zu gelegen sei. Ich habe in allen Organen der Gefäßpflanzen, welche einer geotropischen Reaktion fähig sind, Zellen mit spezifisch schwereren Körperchen gefunden. Besonders interessant war die Untersuchung der Keimpflanzen von *Cucurbita (pepo, melopepo, turbaniformis)*, bei welchen Noll[2]) die Abhängigkeit des Auftretens des merkwürdigen hypokotylen Wulstes vom geotropischen Reize nachgewiesen hat. Ich bemerke, daß in meinen Versuchen dieser Wulst ringsum gleichmäßig auch an einigen invers gestellten Keimpflanzen sich ausgebildet hat, der reizbare Teil der Statozystenwandung müßte daher bloß auf einen relativ kleinen Teil der inneren Seite beschränkt sein. Das Gefäßbündel unterhalb des Wulstes wird nun von einer Zellschicht umgeben, welche eben unter dem Wulste in einer begrenzten Zone Stärkekörner besitzt, die sich wie spezifisch schwerere Körperchen verhalten. Sie besitzt zwar oberhalb und unterhalb dieser Zone ebenfalls Stärkekörner, dieselben sind jedoch immer unregelmäßig in den Zellen verteilt und sammeln sich nie (Zentrifugalversuche ausgenommen) im physikalisch unteren Teile der Zellen.

Neuerdings hat Wiesner[3]) nach Statolithenstärke in den positiv geotropischen Blüten von *Clivia nobilis* gesucht. Er findet in den Zellen der Perigonblätter sowohl bei dieser Pflanze als auch bei der nicht geotropische Blüten besitzenden *Clivia miniata* folgende Inhaltskörper: Zellkerne, Stärkekörnchen, gelbe Farbstoffkörperchen und eine Spur von Kalkoxalatkristallen. „Bei aufmerksamer Betrachtung ließ sich aber keine bestimmte Verteilung im Sinne der Lothrechten bei all diesen Inhaltskörpern erkennen“ (pag. 38). Ich habe zunächst Blüten von *Clivia miniata* untersucht. Im Blütenstiel erscheint hier in der Stärkescheide sehr deutlich reichliche Statolithenstärke. Sie erscheint noch in den Stärkescheiden der Gefäßbündel in der äußeren Fruchtknotenwandung, besonders in der unteren Hälfte des Fruchtknotens. In den Perigonblättern gibt es keine Stärke, die sich wie spezifisch schwerere Körperchen in einer Flüssigkeit verhalten würde.

---

[1]) Němec, B., Über die Wahrnehmung etc. Sep. pag. 95, 96.

[2]) Noll, F., Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. (Landw. Jahrb. 1901.)

[3]) Wiesner, J., Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. (Sitzb. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math. naturw. Cl. 106. 1902.)

Hingegen besitzt *Clivia nobilis* (ich habe schon geöffnete Blüten untersucht) sehr deutliche Stärkescheiden in den Perigonblättern, deren Stärke immer in die physikalisch unteren Teile der Zelle sinkt. Besonders reichlich ist diese Statolithenstärke im oberen Drittel der Perigonblätter, es entbehren derselben bloß die äußersten, epinastisch gekrümmten Perigonzipfel. Auch das Blattparenchym enthält in der Umgebung der Stärkescheide Stärkekörner. Dieselben sind jedoch kleiner und regellos in der Zelle verteilt. Mithin haben wir in den Blüten von *Clivia miniata* und *nobilis* sehr willkommene Fälle, wo eine vergleichende Untersuchung von Organen, die sonst morphologisch gleich beschaffen sind, jedoch durch ein möglichst verschiedenes geotropisches Verhalten sich auszeichnen, eine Stütze für die Wahrscheinlichkeit meiner und Haberlandts Anschauung über die Perzeption des Schwerkraftreizes bildet.

Wiesner hat offenbar bei seiner Untersuchung der Verhältnisse bei *Clivia nobilis* den Stärkescheiden keine Aufmerksamkeit geschenkt oder vielleicht sehr dünne Schnitte untersucht, wo bei dem Schneiden die Zellen angeschnitten oder zerdrückt werden, sodaß ihr Inhalt eine ganz unregelmäßige Verteilung annimmt. Ich habe so verfahren, daß ich dickliche (0,3 bis 0,5 mm) Schnitte schnell anfertigte und dieselben sofort in alkoholische Jodtinktur brachte. Schon mit bloßem Auge war dann eine Schwärzung in der Umgebung der Gefäßbündel zu beobachten.

Vorläufig sei hier bemerkt, daß auch bei den Moosen die Statolithenstärke sehr verbreitet ist. Sie kommt im Stämmchen in Grundparenchym vor und zwar meist dicht unter der Endknospe. Solche Stärke fehlt einigen nicht geotropischen Lebermoosen (*Metzgeria furcata*), sie ist jedoch reichlich bei der stark geotropischen *Trichocolea tomentela*, spärlicher bei der schwächer geotropischen *Plagiochila asplenioides* vorhanden. Auch einige Laubmoose (aus Brutknospen erwachsene Pflänzchen von *Bryum argenteum*) entbehren der Statolithenstärke. Junge Hauptrhizoiden der keimenden Brutknospen von *Bryum argenteum* enthalten jedoch in ihrer Endzelle reichliche Stärke, sie sind auch deutlich positiv geotropisch. Die bei *Fissidens taxifolius* im Dunkeln in der Blattachsel erwachsenden, negativ geotropischen Rhizoiden haben anfangs in der Endzelle eine Körnchen führende Vakuole, wie sie Giesenhagen in den Rhizoiden der Characeen beobachtet hat, später wird dieselbe durch eine reichliche, in der Endzelle sich bildende Stärke ersetzt. Die Stärke dieser Endzellen der Rhizoiden führt in der Längsrichtung der Zelle sehr träge Bewegungen unter dem Einfluß der Schwerkraft aus (*Bryum argenteum*), oder sie verschiebt sich in dieser Richtung überhaupt nicht (*Fissidens*). Sie liegt jedoch im wandständigen Plasmabelag und kann sehr leicht, nachdem die Rhizoiden aus ihrer vertikalen Lage gebracht wurden, einen Druck auf die Plasmahaut ausüben.

(Der größte Teil der vorliegenden Mitteilung wurde vor mehreren Monaten niedergeschrieben. Ich wollte dieselbe jedoch nicht veröffentlichen, bevor ich nicht die Blüten von *Clivia nobilis* untersuchen könnte. Diese Blüten erhielt ich erst im November v. J.).

Pflanzenphysiologisches Institut der k. k. böhmischen Universität in Prag.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Vier Wurzeln von *Lupinus albus*, die umgekehrt aufwärts gestellt wurden, nach 36 Stunden photographiert.

Fig. 2. Drei Wurzeln von *Vicia faba*, ähnlich behandelt.

Fig. 3. Längsschnitt durch eine Wurzelspitze von *Lupinus albus*. (Photographiert bei einer Vergrößerung Leitz Obj. 3, Ocul. 1).

Fig. 4. Schematische Darstellung eines Längschnittes durch eine Wurzelspitze von *Lupinus albus*, der 1 mm (x) abgeschnitten wurde (samt der ganzen Statolithenzone u), 20 Stunden nach der Verwundung. r = neue Zellen mit Statolithenstärke.

Fig. 5. Wurzeln von *Lupinus albus*, die 48 St. invers gewachsen sind, worauf sie umgekehrt und mit der Spitze horizontal gestellt wurden, 26 St. nach der Umkehrung.

Fig. 6. Wurzeln von *Pisum sativum*, die 36 St. in inverser Lage wuchsen (bei x ist da die Form der Wurzelspitze nach 36 Stunden gezeichnet), worauf ihre Spitze in senkrechte Lage gebracht wurde, so daß auf dieselbe die Schwerkraft in der Richtung β einwirkte. 26 St. nach dieser Lageveränderung (gez. nach einer Photographie).

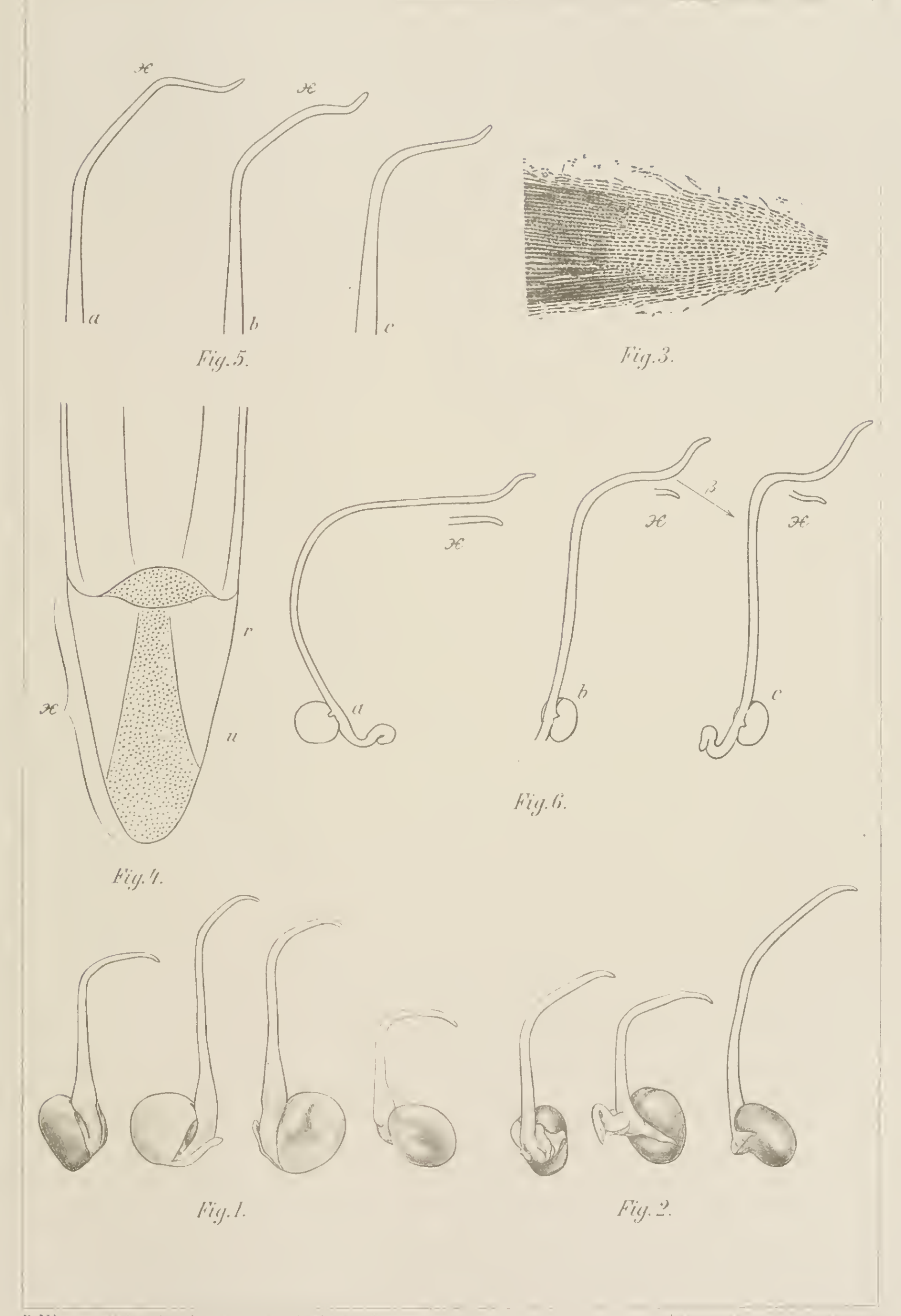
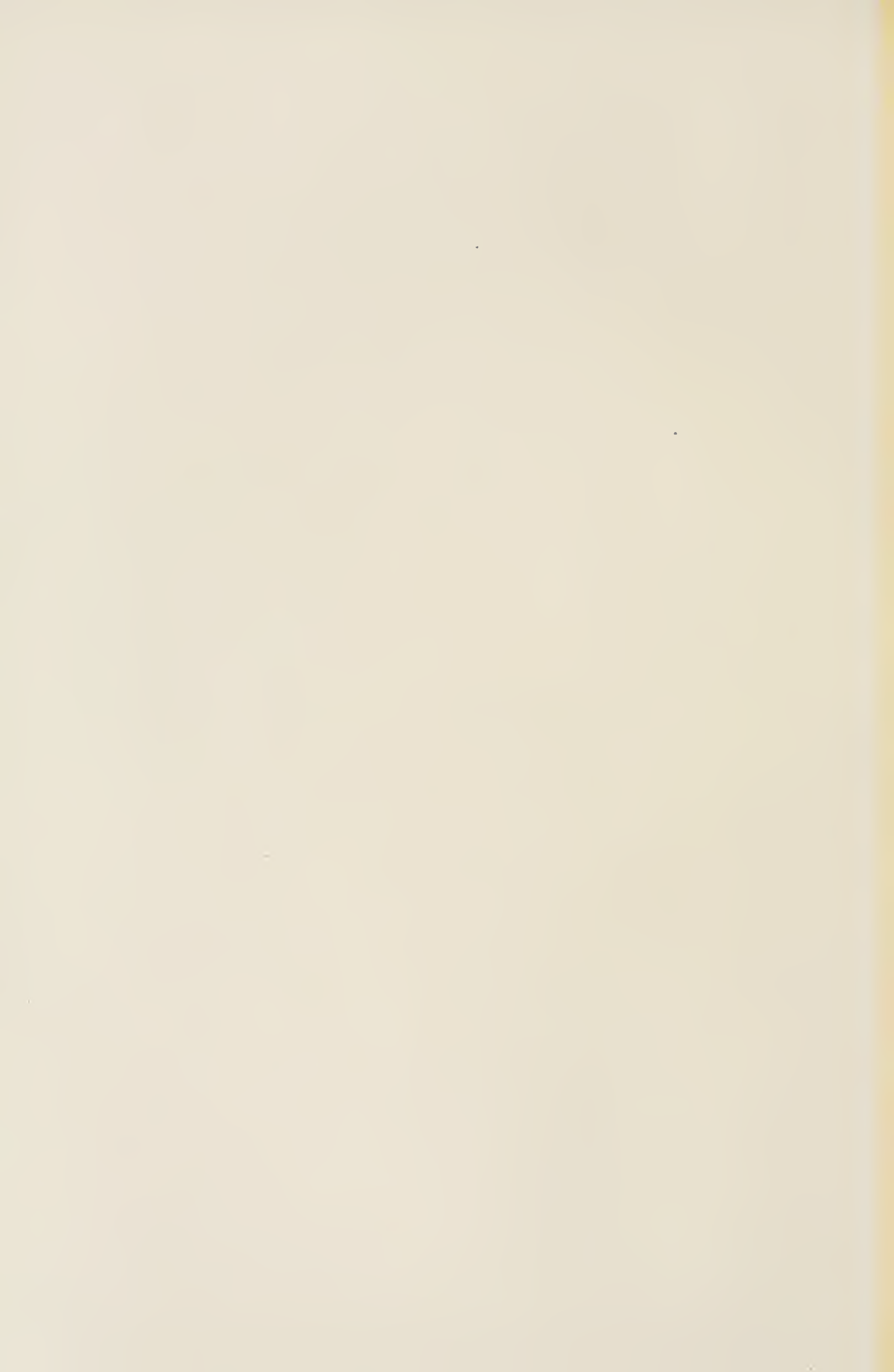


Fig. 5. *Fig. 3.* *Fig. 4.* *Fig. 6.* *Fig. 1.* *Fig. 2.*

B. Němec,
Gustav Fischer



✓

Thigmotropism of terrestrial roots.

by

Frederick C. Newcombe,
Univ. of Michigan, Ann Arbor.

A. Introduction.

The sensitiveness of terrestrial roots to contact and pressure is a subject about which little is known, but belief in which seems to be widespread. The fact that many plants in the tropics use their aerial roots as tendrils in climbing has given rise to the notion that these root-tendrils like the stem-tendrils and leaf-tendrils of other plants owe their ability to grasp a support to their sensitiveness to contact. When, however, one examines the evidence for thigmotropism in the aerial roots of the lianes, he must acknowledge its insufficiency.[1] Nevertheless belief in this thigmotropism has by the process of generalization been extended from aerial roots to terrestrial roots, though the evidence in the latter case is scanty indeed. This evidence rests upon but two published observations. Of these publications, the first is by Sachs,[2] and the second by Němec.[3] The conclusions of Sachs have already been disproved;[4] and Němec's assumption of thigmotropic sensitiveness in the roots of *Vicia faba* will be dealt with in the following pages.

The work herewith brought to publication has been carried on at intervals during several years, and represents a detailed study of the thigmotropic sensitiveness of terrestrial roots. The reader will be able to judge for himself whether the methods

---

[1]) Mohl. Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827; Darwin, The movements and habits of climbing plants. New York 1876, 188; Treub, Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. III. 177; Went, Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. XII. 1; Ewart, Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. XV. 234.

[2]) Sachs, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. (Arbeit. aus dem bot. Inst. Würzburg. I. 437.)

[3]) Němec, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Botan. XXXVI. 1901. 87.)

[4]) Newcombe, Sachs' angebl. thigmotr. Kurven an Wurzeln waren traumatisch. (Beihft. z. Bot. Centralb. XII. 243.)

employed were suitable and the number of plants sufficient to warrant the conclusions drawn.

B. Experimental Part.

I. Testing the Sensitiveness of the Growing Point.

1. Preparations in damp-chambers.

The damp-chambers used in the following experiments were made of glass jars whose sides were lined with filter-paper dipping into water in the bottom of the jar. The seedlings were usually suspended on bars of white pine, strips of cloth held by rubber bands securing the upper part of the root against blotting paper covering the wooden bar. In many instances the evaporating surface in the chambers was greatly increased by stretching several sheets of absorbent paper over wire-frames extending from the bottom to the top of the chamber. When such delicate seedlings as those of *Brassica alba* Boiss. and *Fagopyrum esculentum* Moench were used, resort was had to a little damp-chamber for each seedling. To prepare the last-named device, wide-mouth glass bottles with a capacity of 50 cc were lined with filter-paper; a flat cork one or two millimeters narrower than the mouth of the bottle was perforated in the middle; 2 pieces of wire were fastened in the cork and bent so as to hook over the mouth of the bottle, and thus suspend the cork in the lower part of the neck of the bottle. A little water in the bottom of each bottle made it a good damp-chamber. The seedlings, usually 24 hours before using, were fastened in the central perforation in the cork by means of a little wet cotton. These small bottles finally were placed in a large glass jar, itself a damp-chamber. By the foregoing device, when one of the seedlings was taken out to attach an object to its root, none of the others was endangered by exposure to the dry atmosphere.

A few incidental experiments have already been made by various authors by attaching so-called inert bodies to the side of the root-tip. Wiesner [1]) obtained no curves when he attached bits of wood and grains of sand to the root-tip. Detlefsen [2]) obtained negative curves in several roots when he laid on one side of the tip a scale of glass so thin that it would apply itself to the curving surface of the root. When he used rigid bits of glass, no curves resulted. After the flexible glass had been on the root for 2 days the cells beneath were dead. Tomaschek [3]) and Burgerstein [4]) found that a bit of wet clay

1) Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881. 143.

2) Detlefsen, Über die von Darwin behauptete Gehirnfunktion der Wurzeln. (Arbeit. d. bot. Inst. Würzburg. II. 639.)

3) Tomaschek, Zu Darwins „Bewegungsvermögen der Pflanzen". (Review in Bot. Centralbl. XIII. 185.)

4) Burgerstein, Einige Bemerkungen zur Darwin'schen Wurzelkrümmung. (Review in Bot. Centralbl. XIII. 185.)

attached to the side of the root-tip would give a negative curve. Spalding[1]) attached thin scales of glass and of mica to the roots of 19 *Vicia faba* seedlings, „just back of the apex“, and and no curves followed. As will be seen in the following pages, my own results agree with these, except in the case of the thin glass scales used by Detlefsen.

The first series of experiments was carried through by attaching to the sloping side of the root-tips of *Pisum sativum* L. little squares of filter-paper, blotting paper, thin white linen paper, and white cardboard, all of which were washed in water for hours before using. The bits of paper were from 2 to 4 mm square, the larger pieces giving the more pronounced results. In general it may be said that the responses in a temperature of 18 ⁰ to 20 ⁰ C. come in 6 to 12 hours. Over a hundred seedlings of *Pisum* have been thus treated, and over half of them have given strongly negative bends; the record shows only 4 roots with positive curves. The following are examples of 3 representative experiments in which squares of filter-paper were attached to one side of the root-tip: Among 5 roots, 4 became negative and one positive; among 8, 2 became negative and 6 remained straiht; among 20, 11 became negative and 9 remained straight. As examples of experiments in which bits of white cardboard were attached to the root-tips, these are given: among 30 seedlings of *Pisum*, 29 roots became negative and one positive; among 28 seedlings, 27 became negative and one remained straight. The results when blotting paper and when white linen paper were used were similar to the foregoing. *Lupinus albus* L., *Fagopyrum esculentum*, and *Brassica alba* gave results differing in no way from those shown by *Pisum sativum*.

Before interpreting these results as negative thigmotropism, one must guard against errors through hydrotopism, traumatropism, and possibly chemotropism. That the results could not be due to the withdrawal of water from the root by the paper was shown by 3 modifications of the experiment. The damp-chamber was given a very great evaporating surface by almost filling the space not occupied by the seedlings with folds of absorbent paper. In the second place, in each preparation, some of the roots had dry paper attached, while alternating roots had water saturated paper attached. In the third modification, a little reservoir of water was set above the seedlings and water was conducted by a thread down to the bit of wet paper hanging to the root. None of these modifications had any effect on the result: the negative curves came as before.

It is perhaps conceivable that all these papers received from the method of manufacture something injurious to the roots, though this would be improbable for the filter-paper used. Accordingly

---

[1]) Spalding, The traumatropic curvature of roots. (Ann. of Bot. VIII. 429.)

some of this filter-paper was washed in strong hydrochloric acid, then in water, then in 5 % potassium hydroxide, again in water, boiled in water for 15 minutes, and then allowed to lie in running water for a month. At the end of this period, this paper was as effective as before in producing negative curves. The same result followed also whether the paper was last washed in tap-water or distilled water.

It is possible that bodies little or not at all hygroscopic such as glass and mica may not have the same same effect as the paper already used. To test this, a clean glass tube of small diameter was broken into bits, and fragments not more than 1.5 mm in diameter attached by their concave surface to the tips of roots of *Pisum sativum*, *Brassica alba* and *Fagopyrum esculentum*. Negative curves came promptly. When howewer mica was used instead of the glass, all roots grew straight. Thereupon the glass fragments were washed in strong hydrochloric acid, in water, in ammonium hydroxide, and finally in water. They were then heated in a dry oven to 150 °C. for several minutes. When these fragments were attached as before to the root-tips in a damp-chamber no responses were shown. The former curves must have been caused by injurious material on the glass. As noted on a preceding page, Detlefsen found scales of glass so thin as to adhere closely to the curving surface of the root-tip capable of producing negative curves. In my own work one such test was made with 7 seedlings of *Pisum sativum*, the glass scale covering about half of the cone of the root-tip. No curves were formed. Inasmuch as Detlefsen found the cells beneath the glass scales dead, it is probable that there was some injurious substance on the glass. Fragments of hard porcelain and white marble were also used in my experiments without effect in producing curves in the roots of the three plants just mentioned. It is true that some roots curved negatively, but some curved positively, and the most of them did not curve at all. For instance: 59 seedlings of *Fagopyrum esculentum* had bits of glass attached to their root-tips. Ten roots bent negatively, 3 positively and 46 remained straight.

To test the effect of objects having considerable ability to imbibe water, yet not as much as the papers used before, thin layers of plaster of Paris were cast on glass-plates, and, after hardening, were cut up into squares of 2 mm diameter. These were used on the root-tips of *Pisum sativum* and *Lupinus albus*. A total of 67 seedlings was employed. Twenty-three roots bent negatively, and the other 44 remained straight. Similar results were obtained with chips from clay flower-pots, and with unbaked clay. Nine roots of *Vicia faba* L. had each a droplet of plaster of Paris mixed with water placed on one side of the root-tip where the plaster soon hardened. This is the experiment of Němec[1]) in which he obtained positive curves, and in-

ferred thigmotropism. None of my *Vicia faba* roots bent in any direction, though the droplets of plaster adhered well to one side of the tips for 30 hours.

The apparent discrepancy between my results obtained when the plaster of Paris was attached after it had hardened, and when it was allowed to harden after it was applied to the root-tip, may be explained in one of three ways: Because different species of plants were used in the two experiments, because too small a number of seedlings of *Vicia faba* was used, or because the plaster which hardened on the roots did not allow the capillary accumulation of water which the plaster plates allowed between themselves and the roots.

From all of the foregoing experiments this conclusion can certainly be drawn: The thigmotropism of roots is not to be demonstrated by attaching objects to the roots when in a damp-chamber. Such curves as were produced were negative and were more likely to follow the application of a body capable of absorbing water than one not possessing such capability. The curves therefore were not thigmotropic, but were probably due to some disturbance of the water equilibrium of the root. It should be noted also that a body adhering to the flank of a root exerts a pull and not a pressure on the cells. There is probably in a damp-chamber never any contact between the root and the adhering body, since a stratum of water intervenes. We should expect thigmotropic curves to be positive; we know of no negative thigmotropic reactions in plants. All of the curves noted above were negative. I have not cared to follow further Němec's method by which he obtained positive curves in *Vicia faba*, because the results would be worthless when obtained. Who shall say when a curve follows the hardening of a droplet of plaster on the root-tip whether the response is mechanical, is hydrotropic, chemotropic, thigmotropic or something else? The fact that Němec when he applied his plaster to the growing point found the droplet of plaster subsequently lying in the apex of the angle of curvature looks suspicious. The motor zone of the root for all known irritable reactions is some distance bac of the growing point, and it is difficult to see how even after 24 hours the relations described by Němec should obtain, unless the plaster were causing a mechanical bend by its hold on the cells beneath. Why in a similar experiment my 9 roots gave no such bend, I have no means of knowing.

2. Preparations with roots immersed in water.

Believing that experimentation with roots of seedlings in damp-chambers is rendered precarious by the great liability to

[1]) Němec. Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Botan. XXXVI. 1901. p. 87.)

misinterpretation of results, resort was taken to experimentation when the roots were immersed in water.

At first the simple method was employed of allowing roots to grow down against cylindrical surfaces such as those of corks and of crystallizing dishes sunken in the water. The seedlings were so placed that their root-tips met the corks or dishes but a little way above the horizontal axial plane of the latter; thus the roots would be but slightly deflected from their course as they grew down past the object. It was thought that if the sloping side of the root was sensitive to pressure, the root might appress itself to the stimulating object and follow its curving surface. *Brassica alba* and *Raphanus sativus* were used in these tests. Only 18 seedlings were employed, since the method was soon abandoned. The objection was that by the growth of the root, its tip was in many cases mechanically forced out of contact with the cylindrical surface. However, 6 of the roots kept their tips appressed to the opposing surfaces, and turned back beyond the vertical direction when the horizontal axial plane of the cylinder was passed.

The foregoing experiments showed plainly enough that what is desirable to give pressure against the root is not a fixed body, but one that will yield and advance with the root. To effect this end, collodion sacs a centimeter in diameter and 4 to 5 cm long with very thin walls were made. To prepare them, sugar was melted and rolled into the desired size. Into one side of the sugar-rod, a glass-tube of a few centimeters in length was thrust. This object was then dipped into very thin collodion solution, and as soon as dry fastened by paraffin to a glass-plate of suitable size. When subsequently the preparation was immersed in slowly running water and left for 12 hours, the sugar was completely dissolved out, leaving a collapsable cylinder of collodion, supported by the glass-plate. The notion was that by sinking this object in water, and allowing water to flow very gradually into the open end of the glass-tube which projected above the level of the water in the jar, a very gentle resistance could be brought to a root impinging upon the collodion membrane. It was hoped that this might bring a resistance which would be nearly constant, but which could be displaced by the advancing root.

The hope was but poorly realized. It was soon found that the slightest elevation of water-level in the glass-tube above that of the surrounding water made the collodion cylinder too resistand to be creased by the growing root. The resilience of the collodion membrane could be overcome by the roots, but the membrane did not often fit itself closely against the root. Nine seedlings of *Zea mays* (everta Sturt., popcorn) and 10 of *Raphanus sativus* were employed in this experiment. The former gave 5 and the latter 7 weak positive curves, while several roots bent negatively, following the curve of the membrane, instead of pushing it aside.

Another method employed to secure a movable resistance against the advancing root-tip was that in which a rider was attached to each root. From a plate of collodion about, 5 mm in thickness little pieces 3 mm square were cut, and were fastened together at one edge by paraffin, so as to include an angle of 45 °. Through the centre of one of the pieces a hole a little larger thau the root was made. The rider was rendered slightly buoyant by attaching the proper amount of paraffin. When the roots were ready and immersed in water, a rider was attached to each by passing the root through the hole in the upper plate. The lower plate, inclined at 45 °, then pressed upward against the sloping side of the root-tip.

The last named device was tried on the roots of *Zea mays* (popcorn) and *Raphanus sativus*. Sixteen seedlings were used and there was some slight evidence of positive curves. An objection to this method was found in the tendency of the rider to shift its position when the root curved.

The last and the most satisfactory device employed to give pressure against the sloping side of the root-tip when immersed in water consisted in the use of tongues of thin paper, thin collodion, and rubber tissue. Pieces of each of these membranes about 5 mm by 15 mm in size were fastened by the narrower side each to an individual movable standard, so that the thin tongue projecting at its supported end horizontally in the water, curved downward in an arc toward its free end. The outer curved surface was brought against the root-tips. Thirty-three seedlings of *Raphanus sativus* were used in this test. The experiments lasted from 10 to 15 hours with a water-temperature of about 20 ° C. Adjustments of roots and opposing objects were made at intervals of 30 to 60 minutes. Four roots made positive bends, 2 negative, and the other 27 grew straight.

No one would be so rash as to claim that the foregoing experiments demonstrate the thigmotropic sensitiveness of the root-tip, but one must admit that the evidence speaks for a feeble capability in this direction. Everyone who has experimented with roots growing in water knows that even in such well behaved species as *Raphanus sativus* the roots will occassionally show unexplained bends. But a review of the foregoing results discloses the fact that the few bends that were made in each test were more in the positive than in the negative direction. If the roots here used do possess a feeble thigmotropic sensitiveness, it must be remembered that in the methods here employed there are various circumstances unfavorable to the expression of such sensitiveness. The root to curve must overcome its own tendency to grow straight (rectipetality), as well as to overcome the effect of the stimulus of gravitation. Seeing that the ability of the root to respond to one-sided pressure is at best feeble, it may be that an effective stimulus must operate over a relatively large extent of surface, or must operate

for a considerable period on the same cells. Although the methods here employed have been varied, none of them has offered any of the 4 possibly required conditions indicated in the preceding lines. It may be objected that the number of species employed has been too small for generalizations, and the objection would be valid. The author in his selection of species has been influenced by the notion of the probability of identity of rheotropism and thigmotropism in the roots, and such species[1]) were selected for the present study as were known to be highly rheotropic.

II. Testing the Sensitiveness of the Elongating Zone.

1. Preparations in damp-chambers at rest.

The foregoing experiments having failed to demonstrate certainly a thigmotropic sensitiveness in the apex of roots, tests will now be applied to the elongating zone; and first of all the contact and pressure will be employed on roots at rest in damp-chambers.

The danger of a confusion of responses when objects are applied to one side of the apex of the root in damp-chambers has been pointed out in the preceding pages. If we assume, as some do[2]), that sensitiveness to moisture is confined to the apex of the root, then the application of objects to one side of the elongating zone in testing for thigmotropism cannot incur the risk of calling forth hydrotropism, provided these objects do not extend their influence to the apex.

Numerous examples of seedlings of *Vicia faba*, *Lupinus albus*, *Pisum sativum*, *Raphanus sativus*, *Fagopyrum esculentum* and *Zea mays* (popcorn) have had squares of glass, of mica, of marble, and of filter-paper attached to their elongating zone, and the adhering object has been kept on the lower part of this zone by frequent adjustment during periods varying from 10 to 30 hours, and all without producing curves.

On *Vicia faba*, *Pisum sativum*, and *Raphanus sativus*, Němec's method of applying droplets of wet plaster of Paris was tried, using 44, 15 and 19 seedlings respectively. It was found if a rounded droplet was allowed to harden on the elongating zone, a positive curve often resulted, having the plaster in the middle of the concavity. This is the same result obtained by Němec. If the plaster was laid on so as to form a thin crust, a curve never followed in my experiments. Whenever the plaster was broken across by the growth of the root no curves appeared; they appeared only when the plaster had considerable thickness and remained unbroken. It is true that many roots did not bend when the droplet of plaster remained unbroken.

[1]) Newcombe, The Rheotropism of Roots. (Bot. Gazette. XXXIII. p. 362.)

[2]) See Rothert, Flora 79. 212; and Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. XXXV. p. 316.)

But examination showed that in such cases the root had freed its surface from the grasp of the plaster though the latter adhered loosely; while in case of curvature, the plaster had a firm grasp. The conclusion seems certain that the positive curves obtained by this method are not thigmotropic, but are due to the prevention of elongation of cells by the adhesion of the plaster.

Objects used like those in the foregoing experiment exert really no pressure against the root. and it is conceivable that an actual pressure might bring a thigmotropic response. Sachs[1]) thought he had demonstrated the sensitiveness of roots to contact when he obtained curves by causing pins and wooden rods to press on the elongating zone of roots lying horizontally. Such results have been shown[2]) to be traumatic. Experiments more recent than those just referred to have been made with 14 seedlings of *Brassica alba*, 7 seedlings of *Phaseolus vulgaris* L. and 22 seedlings of *Pisum sativum*, by bringing horizontally extending rods of glass and of white pine (*Pinus strobus*) to press gently against the elongating zones of the roots, while the seedlings were in their normally vertical position in a damp-chamber. No curves whatever resulted.

Thinking it possible that if a greater extent of the elongating zone were pressed against, the roots might show a response, 5 seedlings of *Pisum sativum* and 5 of *Zea mays* (popcorn) were fastened horizontally in a damp-chamber, and against the lower surface of the distal part of the elongating zone of each root was brought a horizontally directed glass-rod, transversely to the root. Nine of the 10 roots in making their geotropic curves bent downward closely in contact with the rods. If these roots were thigmotropic, might they not follow the rods at least a little distance beyond the horizontal diameter? The root-tips however did not pass beyond the vertical direction, and thigmotropism was not indicated.

2. Preparations with roots immersed in water.

It could hardly be thought that roots which would not show responses in damp-chambers, would show such reactions when immersed in water. Yet the possibility exists; and should such reactions be evident, their nature could be the more safely defined as thigmotropic. Fifty-three seedlings of *Brassica alba*, *Lupinus albus*, *Raphanus sativus* and *Zea mays* (everta) while growing with roots in water had glass-rods brought against the lower part of the elongating zone. Every hour or two as the tips had advanced, the rods were moved down, so as to keep the rods against the most rapidly growing part. In some of

---

[1]) Sachs, Arbeit. aus dem bot. Inst. zu Würzburg. I. p. 437—439.

[2]) Newcombe, Sachs' angeb. thigmotr. Kurven etc. (Beih. Botan. Centrblt. XII. p. 243.)

the experiments the rods were made to push the roots 20° to 30° out of the vertical position, so that the ensuing geotropic curve would insure good contact with the glass-rods. The experiments continued from 12 to 30 hours, in a temperature of 16° to 24° C. No certain thigmotropic response could be demonstrated in any species. Among the 14 roots of *Brassica* used, 3 weak, positive curves might be taken to indicate response to pressure; but this alone must be regarded as insufficient warrant for any conclusion.

A plant of *Vanilla aromatica* Sw. growing in the plant-house, and producing roots was taken to a dark-room and tilted so that 3 healthy-looking aerial roots were immersed in a jar of water. Against the elongating zone of each root, while still in water, was brought a glass-rod. For 3 days the preparation was continued, the roots growing well, and the rods continually pressing against them, the latter being readjusted as the roots elongated. There were no curves. This result is to be contrasted with that obtained by Ewart[1]) who induced curves in the roots of this plant by bringing against them glass-rods while the roots were in damp-chambers. The roots of the plant used in my experiment were probably capable of curving, for the plant had many roots grasping its supporting frame. The experiment here cited is not offered as strong evidence against thigmotropism, but merely as a caution against accepting as thigmotropism in Ewart's experiment what may have been hydrotropism. The use of a damp-chamber is not a guarantee against such error.

Another means employed to give one-sided pressure was the preparation of collars of paraffin. These were made from pieces about 5 mm square and one millimeter thick, perforated in the middle, and cut out on one side. The perforation was made a little smaller than the root. When the bit of paraffin had been held in the fingers for a few minutes it became somewhat soft and could be passed over the root-tip and fitted closely to the elongating zone. Thus the root was grasped around nearly two-thirds of its circumference. Four roots of seedlings of *Zea mays* (everta) had these collart attached to their elongating zones, but showed no curvature during a period of 10 hours in water at a temperature of 28°. The period was not as long as desirable, but there was partial compensation in the very rapid growth resulting from the approximately optimum temperature.

Tongues of collodion and rubber tissue, fastened to supports horizontally at one end, were brought against roots of *Raphanus sativus*, so that the free part of the tongue pressed with its curving surface like a weak spring against the elongating zone. Thirteen seedlings were used, of which 4 bent slightly posi-

---

[1]) Ewart, On contact-irritability. (Ann. de jard. bot. de Buitenzorg. XV. p. 234.)

tively, 2 slightly negatively, and the other 7 grew straight. The duration of one experiment was 6 hours, and that of the other 13 hours.

Collodion sacs, prepared as described on page 6, were used also to give pressure against the elongating zone. The results here were no more conclusive than in the preceding tests.

Better than the use of tongues of collodion and rubber tissue for securing a continuous pressure on the elongating zone was the employment of loops of rubber, collodion etc. suspended at the lower end of a very light pendulum and pulling on the root. These pendulums were usually made of fine tinned wire and fine linen thread. The wire was first cut into lengths of about 8 cm, and then bent double into a U- form. The thread was in lengths of about 30 cm. Tothe free ends of the bent wire the loops of rubber, collodion etc. were fastened, and the long thread was tied to the middle of the wire. This made a pendulum in which the wire corresponded to the bob. The pendulum was suspended at any length desired by passing the thread over a bar of wood raised above the jar of water in which the experimental seedlings where placed. To insure the retention of place by the pendulum, the thread bore a counter-weight and the thin edge of wood over which the thread passed was covered by a rim of paraffin about 2 mm thick. In order to adjust the pull of the pendulum to the strength of the root, each root was mounted on a separately movable standard.

In the first series of experiments with these pendulums, a small rubber band 8 mm in diameter was grasped at the opposite ends of its diameter by the ends of the bent wire. One such rubber band was passed over the tip of each root and caused to pull gently against the lower part of the elongating zone, by drawing the pendulum a little aside from its vertical position. Every two or three hours, as the root advanced in growth, the pendulum was lengthened so as to keep the rubber band against the lower part of the elongating zone. The water was kept at 28 ° C. Seven seedlings of *Raphanus sativus* were used in this experiment, and at the end of 5 hours, 2 roots had positive curves, and 5 were straight. Four seedlings of *Phaseolus vulgaris* for a period of 24 hours gave no response. Five seedlings of *Zea mays* (everta) during a period of 6 hours gave no response. The number of seedlings employed in this test was hardly enough for final judgment, but the result indicates that these roots are at least not strongly thigmotropic.

Thinking that roots instead of continuous pressure may need rubbing or percussion to show a response, another preparation was made similar to the last, except that the jars were placed on an unsteady wooden box to which was fastened a small Rabe water-motor. A full stream of water sent through the motor caused it to rattle badly, and the rubber bands kept up a rapid and gentle tapping against the roots. Ten seedlings of *Zea mays* (everta) and 10 of *Raphanus sativus* were used in water kept

at 28 ° C.; but all roots remained straight during the 6 hours of the experiment. The period, it is true, was rather short, but consideration must be given to the usual capability of guick response in a temperature near the optimum.

The foregoing experiments do not prove that the roots used are not thigmotropic, but rather that they are not thigmotropic when undergoing pressure over a very small area. To increase this area of pressure, loops of very thin rice paper and of thin collodion membrane were substituted for the rubber bands used in the last 2 series of experiments. These loops were made from strips of membrane about 3 mm wide and 5 cm long. To fasten them to the U-shaped wire, a cube of cork 3 mm in diameter was inserted between the free ends of the wire, and the ends of the paper or collodion strip were caught between the wire and the block of cork. It is best to have the membrane thus separated at its attached ends; for if the ends are allowed to touch where attached, it is often difficult to separate the sides of the loop for the insertion of the root. When the loops are caught over the roots, the whole breadth of the strip can be made to bear on the root by regulating the height of the pendulum. Moreover the small resilience of these strips causes them to embrace the root closely, so that probably the loop makes contact over nearly half of the cylindrical surface of the root. Unfortunately this relatively extensive area of pressure cannot be long maintained with a growing root; for the root carries the strip down with it, and as soon as the strip of membrane leaves the horizontal position, this area of contact and pressure must of necessity be reduced. In the following experiments, the preparations were closely watched during the daytime, and the pendulum adjusted so as to keep as much of the loop as possible in contact with the root. Ten seedlings of *Zea mays* (everta) had these loops hanging against their roots for 11 hours, and one became positive and 9 remained straight. Five seedlings of *Pisum sativum* after 12 hours showed 3 roots with positive curves, while the other 2 grew straight. Four seedlings of *Fagopyrum esculentum* after 4 hours showed all 4 roots positive. With seedlings of *Raphanus sativus*, 2 tests were made: With 14 seedlings in 12 hours, 3 became positive, while 11 remained straight; with 16 seedlings attended day and night for 21 hours. nearly all roots were neutral, only a few indefinite nutations occurring.

In the foregoing series of experiments there are several good indications of thigmotropism. Now if a collodion loop brings responses because of the greater area of pressure on the root, then 2 loops hung one above the other on a root ought to bring still better responses, provided the upper part of the elongating zone is sensitive as well as the lower. In conformity with this notion, the roots of 7 seedlings of *Pisum sativum* had each 2 loops of collodion hung over them, each loop made of a strip about 3 mm wide. The 6 mm of root covered by the

2 loops certainly extended to the proximal limit of the elongating zone, since about 3 mm of the tip had to be left free to curve below the lower loop. The seedlings were attended for 29 hours. They did not grow well, though the temperature of the water was 24 ^{0} C. Readjustments of the loops were needed but 3 times in the period. Three roots became positive, 2 became negative, and the other 2 gave probably distortion curves. The possibility is, of course, that all the curves were due to the known tendency of the roots of this plant to distort in water. Five separate tests of the roots of *Raphanus sativus* were made by hanging over each root 2 loops of collodion membrane: In the first experiment, with 2 roots used, one became positive and one remained straight; in the second, 2 became positive and 2 remained straight; in the third, all 4 roots became positive; in the fourth, 1 became positive and 2 remained straight; in the last, 2 became positive, 3 negative, and 5 remained straight. No reason can be assigned to explain the negative roots in the last experiment. The roots of *Raphanus sativus* do not distort in water. The evidence, such as it is, favors the notion that the roots of this plant are thigmotropic, nd that a considerable area of surface must be stimulated to bring a response; for when the single loops were hung against the roots but 3 in 30 responded, whereas, when the 2 loops were used on a root, 10 in 23 became positive.

Finally to the pendulums already described were attached looped bristles and silk thread, and several of these loops were hung over each root. It was thought that by this device a larger area of root surface might be put under pressure than was done with the loops of collodion membrane. When, as was done in some cases, 12 of these pendulums were used for each root, they did not all pull in precisely the same direction, but were spread out so that their extremes of direction were about 25 ^{0} apart. This separation of the pendulums was made necessary in order to avoid interference of the loops with one another. The only species tested by this means was *Raphanus sativus*. Sixteen roots had each 4 bristles hung over the elongating zone, the combined pull not being sufficient noticeably to deflect the root from the vertical direction. The bristles were merely bent double, without breaking, and the wire of the pendulum was twisted about the ends of the bristle so that the looped bristle extended horizontally from 2 to 3 cm from the wire of the pendulum. Ten roots among the 16 became positive, and the other 6 remained straight. The 16 seedlings were divided into 4 experiments. The duration of the tests varied from 4 to 21 hours. Some roots bent 70 minutes after the beginning and some not for 12 hours. The temperature of the water was 24 ^{0} C. The bristles were moved downward on the elongating zone usually every 2 or 3 hours.

Eight roots of *Raphanus sativus* under similar conditions to the foregoing had each 12 loops of fine silk thread hung

over the elongating zone, each loop attached to an independent pendulum. These 12 loops pulled on the root over an extent of not more than 10 mm. It is certain therefore that each millimeter of the elongating zone felt a slight pressure. The management of so many loops for one root is somewhat difficult, and necessarily the number of roots operated with could not be very large. Six roots became positive and 2 negative in periods varying from one and one quarter to 20 hours.

The preceding experiments in which, while the roots were in water, pressure was brought to bear on one side of the elongating zone have not given results pronounced enough to justify one in claiming a thigmotropic sensitiveness, though certainly *Raphanus sativus* has given strong indications in that direction. In all of these experiments, however, the geotropism of the root has opposed any thigmotropic tendency which may have been present. The experiments have perhaps been sufficient to show the absence, or extreme feebleness of thigmotropism in terrestrial roots in usual conditions. But is there a thigmotropic sensitiveness strong enough to express itself when the action of gravitation is neutralized? The following section will deal with this question.

3. Preparations in damp-chambers on klinostats.

In experimenting for thigmotropism of roots in a damp-chamber, the danger from hydrotropism has already been pointed out. Yet if one wishes to conduct tests in which gravitation shall be neutralized, it seems practically impossible to operate with the roots immersed in water, because of the accompanying irregular movements of the water. And it will be remembered that in the preceding experiments in damp-chambers no hydrotropic curves followed the contact of objects with the elongating zone. The damp-chambers employed in the following experiments were covered glass-dishes 15 cm in diameter and 4 cm deep, lined throughout with filter paper, and having a flooring of cork one centimeter thickness. The seedlings used were fastened in perforated corks by packing with wet cotton, and the corks were then pinned to the floor of the damp-chamber so that the long axis of each seedling was parallel with the floor of the chamber. The chambers were placed on the klinostats so that the long axes of the seedlings moved always in a vertical plane. In making the preparations ready for the klinostats, care was taken to avoid subjecting the seedlings to stimulation for geotropic curvature. The chamber was always throughly moist when the seedlings were pinned in, and was well sprayed with water before it was finally closed.

In the first series of experiments with gravitation neutralized, bits of glass 2 to 3 mm square and 0,1 mm thick were laid on the elongating zone of roots, 2 mm back from the apex. The notion was that these objects would exert a pressure through

a half of each revolution, and possibly cause a response by the intermittent stimulation. Ten seedlings of *Pisum sativum* thus treated gave no response during a period of 8 hours, in a temperature of 25 ° C. Four seedlings of *Fagopyrum esculentum* in similar conditions showed, after 3 hours, 3 roots positive and one neutral. Twenty-five seedlings of *Raphanus sativus* in similar treatment for periods varying from one and one half to six and one half hours showed 4 roots positive, one negative, and 20 neutral. From these results it is evident that the roots used (with the exception of *Fagopyrum* of which too few seedlings were tested) are not thigmotropic, or that this kind of an intermittent pressure is not appropriate stimulation.

In the next series of experiments, continuous pressure was exerted on the elongating zone by bringing against it a glass rod thrust into the cork floor of the damp-chamber, the rods being drawn out at one end for easy insertion into the cork. The species (or varieties) used with their reactions were *Zea mays* (white dent), 22 = +, 2 = —, 23 = 0; *Zea mays* (popcorn), 62 = +, 2 = —, 30 = 0; *Ricinus communis* L., 6 = +, 3 = —, 2 = 0; *Tropaeolum majus* L., 13 = +, 10 = 0; *Cucurbita pepo* L., 3 = +, 3 = —, 12 = 0; *Cucumis melo* L., 11 = +, 6 = —, 30 = 0; *Fagopyrum esculentum*, 27 = +, 18 = 0; *Helianthus annuus* L., 21 = +, 5 = —, 19 = 0; *Pisum sativum*, 16 = +, 3 = —, 23 = 0; *Lupinus albus*, 19 = +, 2 = —, 17 = 0; *Vicia faba*, 10 = +, 3 = —, 4 = 0; *Glycine hispida* Maxim., 1 = —, 13 = 0, *Lathyrus odoratus* L., 18 = +, 6 = —, 10 = 0; *Phaseolus vulgaris*, 13 = +, 3 = —, 11 = 0; *Brassica alba*, 30 = +, 11 = —, 8 = 0; *Brassica oleracea* L., 38 = +, 12 = —, 29 = 0; *Raphanus sativus*, 45 = +, 4 = —, 14 = 0. Unlike the disappointing and uncertain showing of reactions in former experiments, we have here pronounced curves in large enough proportion in all except three species to warrant one in accepting them as irritable responses to the presence of the glass-rods. From the fact that in the experiments already described in which bits of glass were laid on the elongating zone, and in other experiments in which wet bits of filter paper were similarly placed, there had generally been no response when the seedlings were revolved on the klinostat, the responses following the use of glass rods in the last series were regarded as probably thigmotropic. Moreover the damp-chambers revolved on the klinostats were very moist, probably saturated with moisture at the outset, and physiologists do not look for hydrotropic reactions in very moist chambers. This belief in the final appearance of the much sought thigmotropism, accounts for the large number of species and individuals employed. Contemplation of conditions however brought disquieting doubt as to whether hydrotropism had not played a part in inducing the curves. The sloping tips of the roots did not lie in contact with the glass-rods, but might there not be a diffusion of moisture from the rods to the tips, even in a very moist chamber? If not this,

might not the capillary water, held between root and rod, act as a hydrotropic stimulus, even though relations here would seem to be about the same as in the former series of experiments in which the capillary water between the bits of glass and the elongating zone did not produce curvature?

To determine first the possible participation of the water held between the root and the glass-post in causing the curvatures, experiments were set up in which a piece of wet filter-paper 2 mm square was laid on the elongating zone just opposite the glass-post. In other similar preparations, a strip of thin rice paper was wrapped around the elongating zone, the tip of the root not being covered, and the cylinder of paper intervening between root and glass-post. It was thought that the paper would distribute the water so nearly equally around the root, that there could be no longer the one-sided influence of liquid water. When however the preparations were made and revolved on the klinostat, curves came as before. Among 45 seedlings of *Raphanus sativus* so treated, 23 became positive, 8 negative, and 14 grew straight; and among 14 seedlings of *Vicia sativa* L., 9 became positive and 5 grew straight.

If the curving is not to be attributed to the presence of liquid water between the root and the glass-post, we will experiment to see whether the glass-post may not have induced hydrotropism by diffusing moisture against the root-tip. The tip of the root it will be remembered, in these experiments always extended free from the glass-post, but with its sloping flank not more than one to three millimeters distant from the glass. Preparations quite similar to those preceding were made, with a glass-post as before pressing against the elongating zone of each root. Over the tip of each root was set a hood of thin rice paper, the hood covering the apex and the elongating zone, and therefore intervening between root and glass-post. The paper was but one layer in thickness and could not mechanically interfere to any great extent with the curvature of the root. The following species were tested by the foregoing method and gave the results indicated, the temperature being 22 ^{0} to 23 ^{0}, and the duration of the experiments from 5 to 9 hours: *Zea mays* (popcorn) 8 = +, 3 = —, 18 = 0: *Zea mays* (white dent) 5 = +, 37 = 0; *Brassica alba* 3 = +, 1 = —, 6 = 0. *Brassica oleracea* 9 = +, 1 — —, 16 = 0; *Raphanus sativus* 15 = +, 2 = —, 5 = 0. That the presence of the paper hood over the root-tip served to reduce the number of curvatures there can be no doubt. Controls without the paper hood running at the same time as the foregoing experiments, gave with *Raphanus sativus* 13 positive roots out of a total of 16, with *Zea mays* (popcorn) 18 positive out of a total of 25, and with *Zea mays* (white dent) 10 positive roots out of a total of 20. Yet in the experiments in which the paper hoods were used, there were proportionaly too many positive curves compared with the negative ones to be ascribed to „accident". To my mind this is the best evidence

yet presented for belief in thigmotropism. Unless it can be shown that the paper hood would not distribute the water equally about the root, the excess of positive curves must have been due to the pressure of the glass-post. Of course in the employment of paper about the root-tip it must be seen to that the paper makes even contact on both sides of the root. It is believed that this condition was complied with in the foregoing experiments.

It is not inconceivable that the pressure of an object like the glass-post used in the foregoing experiments might exert a traumatic effect on the cells, retarding their growth, and thus producing a positive, but non-irritable, curve. Numerous tests were made with seedlings, giving some a very strong, others the usual pressure on one side of the elongating zone of the root, while the seedlings were revolved as before on the klinostat. There was no perceivable difference in the number of responses or degree of curvature in the 2 cases.

It is apparent that it would be desirable, if possible, while plants are revolved so as to neutralize the effect of gravitation to bring pressure to bear on the elongating zone of the roots by the employment of some object which would not, like the glass-rods already used, offer a surface so near the apex of the root for the possible diffusion of moisture against its sloping side. Such an object has been found in the use of bristles. Weak bristles were selected and cut into lengths of about 3 cm. Each piece was then cemented at one end to a wire arm, making a right angle with the arm, and the arm was fastened to a pin. When in use, 5 of these bristles were made to press as weak springs against the elongating zone of each root, by thrusting the supporting pin into the proper place in the cork floor of the damp-chamber. Fifteen roots of *Zea mays* (popcorn) were so tested while revolved in a damp-chamber on the klinostat, their axes being in the vertical plane, and none curved. Ten roots of *Raphanus sativus* in a similar experiment gave one root positive, one negative, and 8 neutral. Loops of collodion about 3 mm wide were made to pull laterally on the elongating zones of 17 roots of *Raphanus sativus* during revolution on the klinostat. Two roots became negative, and 15 grew straight. These results cannot help but weaken the faith which had begun to found itself on the results of the experiments with the glass-posts. The only explanation which would seem to reconcile the results in the two cases is that the loops and the bristles did not exert as great a pressure in as sensitive a position as did the glass-posts. Happily we can now turn to more satisfying results.

III. Effect of a Stream of Water on Roots covered by Collodion.

If sensitive to pressure, the terrestrial roots of plants, as the preceding experiments have shown, are but feebly so; and to bring this sensitiveness to expression, pressure long continued

and over considerable extent of root-surface must be applied. Certainly no device can be contrived to meet these conditions so completely as a stream of water, the pressure of which is felt over a full half of the hypothetically sensitive area, and instantly accomodates itself to all irregularities of root-surface. But the stream of water, if used, must not meet the roots directly; otherwise the responses which might follow would be rheotropic, and we are not yet ready to define rheotropism as thigmotropism, though this has been suggested.

The water-stream may however be used, to give pressure in the study of thigmotropism by enclosing the roots in collodion stockings. These stockings are made as follows: To cane sugar are added a little glucose and water, and the mass is boiled till it reaches a temperature of 110 °C. After cooling somewhat it is pulled for a while till it begins to stiffen, when small pieces are rolled between the hands into small cylinders, which are finally shaped by rolling between glass-plates, the finished form being 4 to 5 cm long and 3 mm in diameter. When these cylinders have thoroughly hardened, they are dipped into a very thin collodion solution, one end not being immersed, held in the fingers for a minute to allow the collodion to dry, and then laid aside in a dry place to give the collodion membrane opportunity to become as thin as possible. Next these objects are put into a jar of running water, and are wholly freed from the sugar in 15 to 30 minutes.

Before relying on these collodion stockings to shield the roots completely from the flowing water in which the covered roots are to be immersed, the stockings must be tested to see whether they are free from holes, and to determine whether the flow of the surrounding water could induce a current through the collodion of sufficient strength[1]) to ascribe the curves to rheotropism, should any curves occur. For this test, glass-tubes of small diameter were heated and drawn out, making them small enough at one end to insert into the collodion stockings. The glass-tubes having been inserted, the edge of the collodion was sealed to the glass-tube by hot paraffin. The collodion cylinder having been sunken below water, and the glass-tube projecting above the water, it was found that the collodion tubes were capable of sustaining a column of water in the glass-tubes considerably above the level of the surrounding water. Not until the water in the glass-tubes was several centimeters above that of the surrounding water, could the downward movement of the water in the glass-tubes be seen. From this behavior the collodion tubes were assumed to be without perforations.

To test the filtration power of the collodion walls, 3 representative tubes were selected, into the open end of each of which

[1]) Juel, in Jahrb. f. wiss. Botan. XXXIV. 507, suggested the possibility of a flow of water through an enveloping collodion tube.

was sealed a glass-tube as described above. The lengths of the collodion tubes below their union with the glass-tubes were respectively 20 mm, 25 mm, and 18 mm. The rate of filtration of water through the collodion tubes was determined when the whole of the collodion was below the surface of the surrounding water. After graduating the glass-tubes it was found that when water was kept in these tubes to a height of not more than 11 cm nor less than 10 cm above the surface of the water below, the collodion tubes filtered respectively at the rate of ,05 cc, ,05 cc, and ,02 cc per minute. If we reduce these values to the rate per square millimeter of surface of membrane, we find that they are $^1/_{3140}$ cc, $^1/_{4712}$ cc, and $^1/_{7068}$ cc or from $^1/_3$ to $^1/_7$ cubic millimeter per minute. Consider now the possible rate of current through the collodion tubes as they envelop the roots in a revolving basin of water. The greatest velocity of current employed in the following experiments was 448 cm per minute, corresponding approximately to a head of 3,4 cm of water. It is evident therefore from this and additional considerations that filtration through the two sides of the collodion tubes while on the roots must be but a small fraction of that found in the tests where the head employed was 10 cm. By reference to the work of Juel [1]) and myself [2]) it will be seen that velocities below 1 cm per minute cease to call forth typical rheotropic responses in several species. One species so tested was the same as that used in the present experiments — *Rhaphanus sativus.* The rate of flow through one thickness of collodion membrane with a head of 10 centimeters having been found to be but one thirtieth of that noted above as giving very poor responses, or none at all, in several species, it is not to be supposed that the still much more slowly flowing filtration stream through the collodion tubes while on the roots could induce responses. We may therefore with safety rely on any results coming from roots enveloped in these collodion tubes, feeling assured that any curves showing themselves have not come from a filtration stream through the tube.

The seedlings for these experiments were carefully selected in order to use only those with straight roots, and were secured by the lower parts of their hypocotyls to bars of white pine, the bar being 20 cm long, and extending across the diameter of a glass-basin of water. The collodion tubes were grasped at their open ends by fine forceps, and were easily passed over the roots, to which they readily cling when the basin of water is revolved. As the roots remain stationary in the moving water, the collodion tubes in successful preparations are pressed closely against the roots on the stream side and are out of contact with the roots on the opposite side. Some of the collodion tubes

[1]) Juel, Jahrb. f. wiss. Botan. XXXIV. 507.
[2]) Newcombe, Botanical Gazette XXXIII. 266.

were open and some were closed at the lower end. The tubes collapse better about the roots when the lower, pointed, tip is snipped off. When such open tubes were used, they always projected several millimeters below the tip of the root. The collodion tubes never covered less than the distal 25 mm of the root, and most of them covered over 30 mm, while some roots were wholly shielded from the water-stream. The velocity of the current where it met the roots varied from about 450 cm per minute in the outer part of the basins in the more rapid revolutions to 250 cm per minute nearer the middle in the less rapid revolutions.

In three tests made with the roots of *Zea mays* (popcorn), each test showed a majority of the roots covered with the collodion tubes curved against the stream. Fifteen roots curved positively in a total of 24 with the collodion tubes lying closely against them, 2 roots made negative bends, and 7 remained straight. Four of the positively curving roots had 25 to 30 mm of the apex covered, and the other 11 roots had 30 to 35 mm covered. Roots of *Raphanus sativus* to the number of 18 were covered by the collodion tubes, and 14 of them responded with positive curves, while one became negative, and 3 grew straight. Seven of the positive curves were in roots wholly covered from the water, and the other seven had 27 to 35 mm of their apical portion covered. Twenty-one roots of *Lupinus albus* with collodion tubes covering them in streaming water showed 15 positive curves, 4 negative, and 2 neutral roots. Three of the positive roots were wholly covered by the collodion, and six others were covered to the extent of 30 mm or over.

To my mind there is no doubt that these positive curves were thigmotropic, nor that rheotropism is thigmotropism. Uncovered roots as controls, in the same basins of water as those covered by collodion, usually began to curve a little before those with the envelopes — the controls usually in 2 to 6 hours, while those in the tubes were generally one to 2 hours later. The curves in the controls and those covered looked alike, except that those of the controls were usually the stronger. However, the positive curves in the roots covered by the tubes were nearly all over 20° and many of them over 45°. The curves were as great in the roots whose collodion stockings were closed at the bottom and covered the whole extent of the root as in those cases in which the stockings were open at the bottom, and covered only 25 or 30 mm of the apex. Conclusive evidence that it is not a filtration stream through the collodion tubes which causes the curves is furnished by the behavior of roots not straight enough to allow their enveloping tubes to lie closely on their stream-ward side, the pressure of the water not being great enough to force the membrane into contact with the root. Twenty such preparations distributed among the 3

species of seedlings whose behavior was described above gave no curves except one negative.

The area of root-surface sensitive to a rheotropic stimulus has been determined[1]) for *Zea mays* (popcorn) and for *Rhaphanus sativus* to extend from the apex to a distance 20 mm from the apex. When 25 mm of the apex were shielded from the water-stream by glass-tubes, the curves were so few as to make it probable that the limit of sensitive tissue had been reached. The third plant used in the present tests, *Lupinus albus*, had not had its sensory area determined. This determination was now made by covering the apical 25 mm of 18 roots with glass-tubes, allowing the more proximal part of the root to be exposed to a stream of water of favorable velocity in a basin. The experiment continued for 31 hours, in a water temperature of 23 ° C. One root became positive, one negative, and 16 grew straight. This result proves *Lupinus* not to be sensitive to a water-stream back of 25 mm of the apex of the root, and shows that the roots in the preceding experiment, covered with collodion tubes of 25 mm in length as well as those wholly covered, owed their curves to the pressure of water through the collodion membrane.

C. Summary and Conclusions.

The foregoing pages are a record of work done in testing the apical millimeter of the root of terrestrial plants, and the part back of the apex, for sensitiveness to contact and pressure. The experiments were made with seedlings, some of which were used in damp-chambers at rest, some in damp-chambers revolved on klinostats, and some had their roots immersed in water during the tests. Altogether 15 species of plants were used, and several species were employed in each test.

Many roots in damp-chambers with little squares of cardboard or paper attached to the side of the apical millimeter bent away from the attached object. Bits of baked or unbaked clay or plaster of Paris also caused negative curves, though not so many as the paper. To such bodies as small scales of glass and of mica attached to the side of the apical millimeter, the roots were generally indifferent. It appearing that results obtained from experiments like the foregoing might be unreliable because of the possible hydrotropic behavior of the roots when objects were applied to the apex in the damp-chamber, a better series of tests was made with the roots immersed in water. In some of the experiments of this series the roots were allowed to grow down against curved objects such as the sides of crystallizing dishes, the notion being that if the tip were sensitive it might follow the curving surface instead of obeying the influence of gravitation. No certain responses were obtained by this method. Next, the tips of the roots were brought against

[1]) Newcombe, The sensory zone of roots. (Ann. of Bot. XVI. 431.)

weak collodion sacs filled with water and sunken in water, and later against tongues of thin paper, rubber, and collodion, attached at one end to a support and with their curving surface at the free end acting as constant but very weak springs against the sloping root-apex. In these experiments the responses were few, but a majority were positive, so that the indication was for a positive thigmotropic response of the root when an object pressed against one side of the apical millimeter. The responses however were relatively so few and the angles attained so small that one must conclude that the roots if sensitive in the part pressed by the object are but feebly so. That the immersion of the roots in water destroyed their sensitiveness can hardly be claimed, since such treatment does not destroy the sensitiveness to stimuli such as gravitation, light, a water-stream, etc.

With the consideration of the sensitiveness of the apex of the root to pressure, one thinks of the experiments of Wiesner[1]), and Detlefsen[2]) which perhaps are of value in showing that the root-tip is not negatively thigmotropic.

The roots having shown but slight, if any, response when the apical millimeter was pressed upon by some object, the elongating zone was next subjected to one-sided pressure. When the seedlings were kept in damp-chambers and pieces of paper, glass, etc. were caused to adhere to one side of the elongating zone, no responses came. This result would indicate that one may carry on such experiments with the elongating zone without danger of interference from hydrotropism. Adhering objects however exert no pressure; but pressure was brought against the elongating zone by setting against it a horizontally extending glass-rod. No curves were made by the roots in numerous experiments. Drops of paste of plaster of Paris when allowed to harden on one side of the elongating zone produced positive curvature when in the growth of the root the plaster was neither broken across nor loosened from its hold, and the droplet of plaster was always included at the apex of the angle of curvature. It is evident that the curves were caused by the resistance to growth offered by the hold of the plaster.

A much more numerous series of experiments was made by causing pressure against the elongating zone while the roots were immersed in water. The pressure of glass-rods brought no response, not did the attachment of collars of paraffin left open on one side, and grasping the elongating zone for about two-thirds of its circumference. Tongues of collodion and rubber tissue were caused to press as weak springs against the elongating zone, but the results were inconclusive. Collodion cylinders one centimeter in diameter with very thin walls offering as pressure only their own resilience, were creased when the roots were

---

1) Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881. p. 142.

2) Detlefsen, Über die von Darwin behauptete Gehirnfunktion der Wurzeln. (Arbeit. d. bot. Inst. Würzburg. 1882. p. 627.)

brought against them, and hence were in contact with a considerable portion of the elongating zone, but gave only uncertain results, most roots growing straight.

A rapid and gentle percussion against one side of the elongating zone produced no curves.

To bring pressure to bear on a larger area of the root, loops of paper, collodion membrane, rubber tissue, bristles and of thread were hung over the tips of the roots, each loop attached to an independent, light pendulum, and several loops made to pull on the elongating zone of each root, while the roots were immersed in water. The results cannot be said to demonstrate thigmotropism, though in the case of *Raphanus sativus* the number of positive curves was a good indication of such reaction.

The preceding experiments having done no more than to indicate a thigmotropic sensitiveness in the roots of some plants, the next series of tests was made on roots in a damp-chamber with gravitation neutralized by revolution on a klinostat. Many of the means employed to give pressure in the preceding experiments were again used in these, and generally with more pronounced results. It was found that glass-rods pressing against the elongating zone brought some positive curves in nearly every set of roots. There was a posibility however that the reactions were hydrotropic, the glass-rod diffusing moisture against the side of the tip only 2 to 3 mm beyond. This surmise was shown to be partly tnue by the employment of various devices. Still, when the root-tip was suraounded by a hood of thin paper, there were many curves toward the glass-rods, and this result must probably be accepted as demonstrating thigmotropism.

Finally, more uniform and convincing results were obtained by using a water-stream to give the pressure, while the roots were covered by very thin collodion tubes. The tubes when tested showed that in the velocities of current used there could be almost no filtration of water through the tubes, certainly not enough to furnish a stimulus for a rheotropic curve. The positive curve came as well when the whole of the root was covered by a collodion tube as when but the apical 25 millimeters were covered.

The last series of experiments gives strong evidence for the identity of rheotropism and thigmotropism. The 3 species of plants which gave curves in water-streams when their roots were covered with collodion tubes are among those previously shown to be most responsive rheotropically. The curves in the covered and the uncovered roots have the same appearance and both show approximately the same latent period, the curves in the covered roots, as might be expected, following a little later those in the uncovered roots.

If now we assume the identity of rheotropism and thigmotropism, we may say, as was said for rheotropism[1]) that species

---

[1]) Newcombe, The Rheotropism of Roots. (Bot. Gazette XXXIII. 183.)

differ in their sensitiveness, and that nearly half of the 32 species tested show no response in a stream of water. Relying on the former rheotropic experiments also, we may say that the apical millimeter, the elongating zone, and some extent of root back of the elongating zone are thigmotropic. Whether the apex or the elongating zone is the more sensitive has not been determined.

The latent period for thigmotropism of roots, as shown by the earlier experiments for rheotropism, is long relative to some other tropisms; yet it is no longer than that for the thigmotropism of some tendrils. This period for the most sensitive terrestrial roots is about one hour at optimum temperature.

The sensitiveness of roots to pressure is all-sided; no difference could be detected when different sides of the roots were exposed to the pressure of the stream of water.

Like tendrils, roots require that stimulation should be over a considerable area of surface and be continued for a considerable period of time to produce what may be termed a complete reaction. The relatively acute sensitiveness of tendrils as determined by Darwin, de Vries, and others, and very recently by Fittig,[1]) enables them to show a transitory response, as roots will not, when but a few cells are stimulated for a fraction of a second.

The fact is worth alluding to that in my former work on rheotropism 4 water-plants showed only neutral roots in a water-stream. It may be that this behavior on the part of these plants is a useful and acquired adaptation; for one can unterstand how it would be a distinct disadvantage for the roots to bend out of a straight course down to the bottom of the flowing stream.

The feeble thigmotropism of roots precludes, to my mind, any possibility of utility to the plant. It may be that some terrestrial roots will be found so sensitive as to be capable of responding to such pressure-stimuli as the roots may meet in nature; but it seems certain from the foregoing experiments that none of the roots whose behavior is treated in this paper can so respond. The water-stream is the best stimulus imaginable for giving a constant and accommodating pressure, and such a stimulus must be used if one would demonstrate the thigmotropism of terrestrial roots.

---

[1]) Fittig, Untersuchungen über den Haptrotropismus der Ranken. (Jahrb. f. wiss. Botan. XXXIII. p. 551); also a continuation of the same subject, ibid. XXXIV.

✓

The nectary and the sterile stamen of Pentastemon in the group of the Fruticosi A. Gr.

By

Prof. Dr. **E. Loew**, Berlin.

Some years ago I studied in detail the numerous specimens of *Pentastemon* preserved in the Kgl. Bot. Museum at Berlin. and comparing its flower-structures with those of several living plants of the same genus cultivated in the Botanical Garden I have now arrived at some new suggestions especially related to the ecology of the nectaries and the staminodium.

As Delpino[1]) states, the nectaries of *Pentastemon* and *Chelone* are situated at the base of the upper fertile stamens. After my observations in living plants of *P. laevigatus*, *P. campanulatus* and other species the nectar-glands are confined to a small circular or elliptical spot on the outside of the staminal base and are composed of a simple epidermical layer of honey secreting cells or glandular trichoms with hemisphaerical outside-walls and a copious store of cytoplasm within. There are some species as *P. Cusickii*, *diffusus, gracilentus*. *Rattani* and others, in which the apex of the glandular trichoms is divided by 2 or 4 partition-walls as in the head of the stalked glands secreting viscid substances on the calyx, the inflorescence and the foliage in many species of *Pentastemon*. As intermediate forms are to be observed, the glands of the nectary seem to be the descendants of the stalked ones on the vegetative and floral organs.

Longitudinal sections of several species viz. *P. Menziesii* show that the hypogynic fleshy honey-disc of other *Scrophulariaceae* has not completely aborted in this case, yet I have never seen freely secreted nectar on it.

The above described structure and position of the honey-glands on the upper stamens were found nearly in all the species examined by me belonging to the divisions *Eupentastemon* and *Saccanthera*[2]). Everywhere the same microscopical aspect of the

---

[1]) Ulter. osservaz. P. 1 : 155. 1868—69.

[2]) See Asa Gray Synopt. Flora of North America. 2. Part 1 : 259—273. 1878.

staminal base was to be observed with little variations. By means of „Eau de Javelle" I dissolved the contents of the decayed cells in the dried dark-coloured herbarium-specimens and without difficulty I could discern the glandular trichoms from the surrounding tissue. The same treatment was applied to the study of the whole flower.

Great astonishment was excited in me by a peculiar structure in the stamens of *P. cordifolius* and other species belonging to the subdivision *Fruticosi*, to which group the eminent observer Asa Gray in his arrangement of *Pentastemon* has attributed filaments „all bearded or pubescent at base."

I give here briefly the results till now obtained by me upon the different species of the above named group as follows.

1. *P. cordifolius* Benth. — Specim. collect. by S. B. and W. F. Parish on the San Bernardino Mts. (Calif.)! —

Tube of corolla 20 mm long, 5—8 mm wide, filaments upwards not curved as in *P. Menziesii* and allied species, but crowded together to a straight bundle, all 4 dilated at the base and bordered with acute rigid unicellular trichoms as they occur on honey-protecting organs, the staminodium 16 mm long, also dilated at base and fringed there with stiff trichoms and a brush of hairs on its end. The honey-glands on the filaments are wanting. Honey is probably secreted either by the disc beneath the ovary or by the base of the corolla and protected by the stiffly bearded and dilated base of the 4 filaments and the staminodium. By this means the whole arrangement of the honey-secreting and protecting organs differs considerably from that in other species. — Perhaps ornithophilous.[1])

2. *P. ternatus* Torr. — Spec. coll. by S. B. and W. F. Parish on the San Bernardino Mts. (Calif.)! —

Corolla tubular, according to Asa Gray equally 4 - cleft, about 29 mm long and 4—5 mm wide, the straightly directed filaments and the bearded staminodium are inserted at a very great distance above the base of the corolla, all 4 equally dilated at base and set with rows of stiff protecting hairs, which are continued on the interior ground of the corolla into 5 doubled lines of hairs nearly as in *Russelia sarmentosa* Jacq. The honey-glands on the filaments are absolutely wanting. The structure of the flower resembles the foregoing one, yet it has its own very striking features. — Perhaps ornithophilous.

3. *P. breviflorus* Lindl. — Spec. coll. by Marc. E. Jones in California 1882! — Corolla short, 12—19 mm long, 6—7 mm wide, after Asa Gray with a ringent limb, the staminodium reduced to a thin naked thread without function, the filaments of

---

[1]) The scarlet flowers of *P. Bridgesii* and *barbatus* are visited after the observations of Alice J. Meritt in California by trochilids (see Eryth. 5 : 19—21. 1897.)

the 4 fertile stamens all dilated at the base into broad membranaceous spreadings fringed at the margin with acute, stiff bristles. Honey is probably secreted by the ground of the corolla or elsewhere. Not any trace of honey-glands at the base of the filaments is to be found. Notwithstanding that the honey-protecting organs are the most highly developed ones of the whole group. — Probably visited equally by trochilids and insects.

4. *P. antirrhinoides* Benth. — Spec. coll. by C. G. Pringle on the San Diego Mts. (Calif.)! —

Corolla up to 16mm broad and at the middle inflated, the sexual organs strongly incurved and widely projected out of the corolla as in some exploding flowers, all 4 filaments dilated at the base and set here by stiff hairs, but without nectar-glands, higher up fitted with very minute microscopical denticles, the disc beneath the ovary plainly developed, perhaps honey secreting. The staminodium is 7—8mm long, reaches the mouth of the corolla and has a very striking form. Dilated at the base and bordered there with acute bristles it is higher up reduced to an inferior thickness and at the end enlarged again by a broad brush of thin hairs. Its position in the mouth of the flower and its hairiness seem to be significant of the mode of fertilisation worked probably by some strong insects of the family Apidae.

5. *P. Rothrockii* A. Gr. — Specim. coll. by S. B. and W. F. Parish on the S. Jacinto Mts. (Calif.)! — Corolla very small when compared with that of the foregoing 4 species, bilabiate with a tube of 10mm and incurved stamens, all 4 filaments and the staminodium set a the base with short stiff trichoms, but not dilated in the usual manner of other Fruticosi, apparently without nectar-glands, the staminodium naked, its point of insertion very distant from the base of the corolla. Its length is 7—8mm, so that it reaches with a characteristic bending the mouth of the flower. — Probably a bee-flower[1]).

6. *P. Lemmoni* A. Gr. — Spec. coll. by M. E. Jones in Nevada Co. (Calif.)! — The formation of the protecting organs at the staminal base is the very same as in *P. Rothrockii*, also the shape of the corolla, the position of the sexual organs etc., but the staminodium carries a brush of long stiff hairs. — Probably a bee-flower.

As regards three other species belonging also to the Fruticosi, namely: *P. microphyllus* A. Gr., *corymbosus* Benth. and the mysterious *P. frutescens* Lamb. from Unalashka — my materials were insufficient for any thorough study. The 6 described species are in such a manner related that *P. cordifolius*

---

1) As Ch. Robertson states, the flowers of *P. laevigatus* and *pubescens* are intended to be fertilised only by long-tongued bees (see Flow. Jns. Asclep. to Scrophul. Trans. St. Louis Acad. Sci. V: 590—591. 1881.)

with *ternatus*, *P. breviflorus* with *antirrhinoides* and *P. Rothrockii* with *Lemmoni* seem to have the most similar features of flower-structure.

From these preliminary and very incomplete observations I conclude that the formation of nectaries is not the same in the different species of *Pentastemon* and that there is in the Fruticosi group a very interesting divergence, in which also the staminodium is involved as serving with its dilated and bristly base as a honey protecting organ. The same function is assigned also to the base of the four filaments. All this seems to explain the fundamental ecological function[5]) of the sterile stamen, so much disputed till now.

If my notion of the flower-structure in the Fruticosi group is right, we should have in the genus *Pentastemon* two different branches, the one with staminal glands and without honey-protecting organs at the base of the filaments, the other with this kind of organs, yet with a divergent mode of honey-secretion.

The true mode of honey-secretion, howewer, in flowers of the Fruticosi is unknown till to-day and I have been unable to settle the question by means of herbarium-specimens or otherwise. Therefore I address to American botanists, who have opportunities for observing any species of the Fruticosi in living Californian plants the request kindly to complete my observations.

---

[5]) See Errera, L. et Gevaert, ℊ. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 17 : 182—248. 1878. — Kerner, A. Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Wien 1876 : 55. — Loew, E. Blütenbiol. Beitr. Pringsh. Jahrb. 22 : 475—485. 1891. — Pasquale, F. Sull. impollinaz. nel Penst. gentianoides, Atti del congr. internaz. di Genova 1892 : 553—560.

Ameisenpflanzen-Pflanzenameisen.

Ein Beitrag zur Kenntnis der von Ameisen bewohnten Pflanzen und der Beziehungen zwischen beiden.

Von

Ernst Rettig,
Inspektor am botanischen Garten zu Jena.

Vorwort.

Seit 14 Jahren kultiviere ich eine, von mir aus Samen gezogene javanische *Myrmecodia*, welche gut gedeiht, blüht und fruchtet, so daß sie schließlich zum Ausgangspunkt einer ganz ansehnlichen Nachkommenschaft werden konnte. Daneben pflege ich seit langer Zeit andere, bisher als typisch bezeichnete Ameisenpflanzen: *Cecropia peltata* und zwei Formen von Ameisen-*Akazien*, denen sich später eine jener brasilianischen *Melastomaceen*, welche die eigenartigen blasigen Auftreibungen an der Basis der Blattspreiten bilden, zugesellte. —

Wenn man sich als Laie nach jahrelanger intensiver Berührung mit diesen so überaus merkwürdigen Pflanzen auch mit den sich bietenden biologischen Problemen derselben beschäftigt, so dürfte das kaum verwundern; als ein gewagtes Unternehmen hingegen — davon bin ich überzeugt — wird der weitere Schritt erscheinen, mit eigenen Anschauungen über dieses, selbst von W. Schimper als heikel hingestellte Thema vor die Öffentlichkeit zu treten. In der Tat hat dieser Schritt Überwindung gekostet, und das um so mehr, als sich allmählich in mir über Anpassungen von Pflanzen an Ameisenschutz ganz wesentlich andere Ansichten, wie solche zur Zeit maßgebend sind, herangebildet haben. Die mannigfachen Bedenken persönlicher wie sachlicher Art gegen die Behandlung eines solchen Themas, die ja doch nicht frei von natürlichen Mängeln sein kann, vermochten erst nach jahrelangem Zögern nur durch die auf ein ziemlich eingehendes Studium der in Betracht kommenden Literatur begründete Überzeugung, der Sache einen, wenn auch bescheidenen Dienst zu erweisen, überwunden werden. Daß aber selbst ein kleiner Beitrag für das in Frage stehende Gebiet, auf dem man sich, teilweis wenigstens, ziemlich ratlos gegenübersteht, einen gewissen

Wert haben kann, erscheint mir zweifellos. Wer meine kleine Abhandlung der Durchsicht würdigt, wird einer Reihe neuer Gedanken und Beobachtungen begegnen, die vielleicht meinen Wagemut entschuldbar machen dürften.

Zur Biologie der Ameisen-*Rubiaceen*.

Rückblick.

Von den kurzen, nichts Neues bietenden Äußerungen W. Schimpers über *Myrmecodia* in seiner „Pflanzengeographie" abgesehen, ist seit Jahren nichts von biologischem Interesse über diese Pflanzen veröffentlicht worden. Diskussionen hatten sich fast nur an die Arbeiten M. Treubs geknüpft. Die Veröffentlichungen G. Karstens in den vielleicht nicht genügend gewürdigten Annales du jardin botanique de Buitenzorg hatten meines Wissens überhaupt keine kritische Besprechung zur Folge. Unter diesen Umständen möchten die bisherigen Ergebnisse vielleicht nicht mehr jedem Leser gegenwärtig sein, ein kurzer Rückblick auf den Entwicklungsgang der *Myrmecodia*-Forschung daher wohl angebracht erscheinen.

Rumphius, dem bekanntlich die ersten Aufzeichnungen und Abbildungen der Ameisen-*Rubiaceen* zu verdanken sind, hat auch den ersten, wenn auch nur historisches Interesse beanspruchenden Beitrag zur Biologie derselben geliefert. Der Genannte stellte die *Myrmecodien* sonderbarerweise als *Zoophyten* hin, von der Meinung ausgehend, daß die Ameisen Zweige zu einem Nest verarbeiteten, aus welchen dann später die knolligen Gebilde hervorwüchsen: daher auch die von ihm herrührende Bezeichnung: *Nidus germinans formicarum rubrum et nigrum.* (Rumphius, p. 119.) Die Lektüre der Mitteilungen Rumphs ist immerhin interessant; Bruchstücke davon enthalten K. Goebels pflanzenbiologische Schilderungen p. 206.

Der ersten Veröffentlichung sollten weitere sobald nicht folgen. Erst um die Mitte der zwanziger Jahre des verflossenen Jahrhunderts wurden einzelne Formen der Ameisen-*Rubiaceen* durch Jack und Gaudichaud genauer bekannt. Leider beschränkten sich diese auf systematische Beschreibungen, die unzertrennlichen Begleiter der Pflanzen nur beiläufig erwähnend. Jack war übrigens der erste, welcher die Ansicht überlieferte, daß die Ameisen die Mineure der Knollen wären. Auch spätere Systematiker begnügten sich mit kurz gefaßten, belanglosen Mitteilungen über das symbiotische Verhältnis.

Vier Jahrzehnte nach dem Wiederauffinden der Ameisennester wurde man endlich gewahr, daß diese noch anderes, als systematisches Interesse boten. So hatte O. Beccari solche im Jahre 1865 auf Borneo gefunden und beobachtet, und es ent-

stand in ihm eine Anschauung, die bald gestützt, bald bekämpft, bis zum Augenblick noch nicht völlig widerlegt worden ist — die Anschauung, daß Knollen und Höhlungen (Galerien) unmittelbar auf die Tätigkeit der Ameisen zurückzuführen seien, und, daß Pflanze und Tier ein symbiotisches Verhältnis verbinde. (Caruel, p. 170.)

Angeregt durch die Beccari'sche Hypothese, nahm mehrere Jahre später der Java bereisende H. O. Forbes Veranlassung, die sonderbaren Pflanzen zum Gegenstand eingehender Beobachtungen und Versuche zu machen. Junge *Myrmecodia* - Pflanzen wurden von ihm herangezogen. Einige derselben waren unerwünschterweise der Zudringlichkeit der Ameisen ausgesetzt; andere entwickelten sich getrennt von diesen in gleicher Weise wie erstere, Knollen und Galerien bildend. Allein der Bericht Forbes über diese Versuche (I. p. 148) bot Handhaben zur Beanstandung der Resultate.[1]) Die Stellung der Ameisen-*Rubiaceen* als „vornehmste Vertreter" der in Wechselbeziehung zu Ameisen stehenden Pflanzenformen schien unantastbar, als M. Treub durch seine Opposition eine lebhafte Bewegung der *Myrmecodia*-Frage hervorrief (I. p. 129 ff.). Treub hatte die Entwicklungsgeschichte der Knollen und ihrer Galerien exakt studiert und zeigte an einer Reihe von Versuchen, daß nach ihrer Verpflanzung in den Buitenzorger Garten von ihren Bewohnern verlassene Knollen sehr wohl ohne diese weiter gedeihen konnten. Zweck der Galerien, meinte er, sei wohl der, eine freie Luftzirkulation im Inneren des Knollens herbeizuführen.

Treub's Abhandlung schien für Beccari die Veranlassung, gewesen zu sein, seinen bisher innegehabten Standpunkt noch nachdrücklicher zu vertreten. Nachdem er auf wiederholten langjährigen Reisen im Heimatgebiete der Ameisen-*Rubiaceen* ein staunenerregendes Material erbeutet und in den Museen von Genf, Kew und Leiden noch weiter ergänzt, entstand seine imposante Arbeit über die Ameisenpflanzen, die heute noch vom Standpunkt der Systematik maßgebend, in ihrem biologischen Teil jedoch mit der Zeit beträchtlich an Wert verloren hat. Von vorgefaßten Meinungen beherrscht, war Beccari augenscheinlich in den Fehler verfallen, wenig Wert auf die gerade in erster Linie wichtigen, direkten Beobachtungen zu legen, während es ihm später an Gelegenheit, seine Ideen nachzuprüfen, mangelte. Mit aller Entschiedenheit aber behauptete er nach wie vor, daß die Ameisen direkt an der Entstehung der Knollen und Galerien beteiligt, und ihre Anwesenheit zwecks weiterer Entwicklung dringend notwendig wäre, ja, daß bei ständiger gänzlicher Trennung der Ameisen von den Pflanzen, diese voraussichtlich verkümmern müßten, ihr Fortbestand vielleicht gar zur Unmöglichkeit werden würde. (l. c. p. 205). Die Galerien mit ihren tuberculositá — den Lenticellen Treubs — dachte sich der Autor als absorbie-

[1]) Später sprach sich Forbes klar über das Gelingen des Experiments aus. (II. Bd. I. pag. 87).

rende Fläche, welche die von den Ameisen abgelagerten Detriten nutzbar machte, und verglich die tuberculositá mit der Wurzelfläche saprophyter *Orchideen* (p. 199), an anderer Stelle auch mit der Callusbildung der Stecklinge (p. 200). Die Ameisen erwiesen sich den Pflanzen als ständige Wache gegen die Angriffe anderer Tiere.

Daraufhin widmete sich auch M. Treub nochmals eingehend dieser Frage. (Nouvelles Recherches sur la *Myrmecodia* de Java). Versuche, junge *Myrmecodien* aus Samen heranzuziehen, wiederholte er mit Hülfe einwandfreier Methoden; sie ergaben mit Sicherheit die völlig spontane Entstehung von Knollen und Galerien, woraus er folgerte, daß die Ameisen nur überflüssige Beschützer der Pflanzen seien und Symbiose nicht vorläge. Die kleinen im Innern gruppenweise angeordneten Erhebungen betrachtete er auf Grund ihrer Ähnlichkeit im anatomischen Aufbau als Lenticellen, dank deren abgeschlossener Lage der Verlust an Transpirationswasser auf ein Minimum reduziert werde. Letztere Hypothese stieß namentlich auf Widerspruch. Sogar der Nachweis der von der Einwirkung der Ameisen gänzlich unabhängigen Entstehung von Knollen und Galerien wurde noch lange nicht als beweiskräftig für den Mangel engerer Beziehungen zwischen der Pflanze und deren Bewohnern angesehen, welche Anschauung besonders in Schimper einen energischen Anwalt fand. (II. p. 508).

Der Treub'schen Deutung schloß sich K. Goebel an, aber nur inbezug auf Negation der Symbiose: der Zweck der Galerien hingegen sei noch der Aufklärung bedürftig. (p. 213).

Auf die Seite Treub's stellten sich eigentlich nur W. Burck, G. Haberlandt und G. Karsten. Letzterer, welcher die *Myrmecodia bullosa* auf Amboina eingehend beobachtete, ging sogar noch einen Schritt weiter, indem er es im Hinblick auf den anatomischen Bau der Lenticellenanlagen als feststehend erachtete, daß tatsächlich durch diese eine Aufnahme flüssigen Wassers möglich sei und stattfinde. Er gelangte schließlich zur Ansicht, daß die täglichen Temperaturschwankungen Einfluß auf die mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre der Galerien haben müßten, so daß eine Ausspülung derselben durch Kondensationswasser, wenn auch innerhalb ganz geringfügiger Grenzen, vor sich ginge, als Folge welchen Vorganges sowohl die Exkremente der Ameisen, als auch die von diesen eingeschleppten anorganischen Stoffe usw. der Pflanze in gelöster Form nutzbar gemacht würden. (p. 187). Gerade in den nebeneinander bestehenden Fähigkeiten der Lenticellen, sowohl atmen als auch absorbieren zu können, erblickte er den bedeutenden Vorteil der Galerien mit ihren Lenticellen-Anlagen. (p. 191).

Bis zu einem gewissen Grade vereinigte Karsten also die Theorie Treub's mit derjenigen Beccari's. Aber selbst diese Erweiterung der Treub'schen Theorie änderte nichts an der allgemeinen Auffassung der *Myrmecodia*-Frage. So sah sich, wie

nicht anders erwartet werden konnte, auch W. Schimper hierdurch noch nicht zum Aufgeben seines Standpunktes veranlaßt; in seiner „Pflanzengeographie“ (p. 163) kam er kurz auf das vorliegende Thema zu sprechen. *Myrmecophilie* läge höchst wahrscheinlich vor, meinte er, ein Beweis für diese Ansicht sei jedoch noch nicht geliefert worden.

Denselben Standpunkt vertrat noch jüngst K. Schumann, und zwar mit der Begründung, daß in den einzelnen Arten der Ameisen-*Rubiaceen* auch immer bestimmte Arten von Ameisen hausten, die sonst nirgends anzutreffen seien. (II. p. 98).

Die Galerien der *Myrmecodia*-Knollen.*)

Dem Vorangegangenen nach sind es zwei Richtungen, welche die *Myrmecodia*-Forschung gezeitigt hat; nach der einen wären die Höhlungen eine Anpassung an das Klima, nach der anderen eine solche an die sie bewohnenden Ameisen. Letztere Theorie konnte, wie schon dargetan, selbst von Schimper durch nichts begründet werden; aber auch das jüngst wieder für sie von anderer Seite vorgebrachte Argument, die konstante Bewohnung gewisser *Myrmecodia*-Spezies durch ganz bestimmte Ameisenarten, hat sich als den Tatsachen nicht entsprechend erwiesen, und schließlich liegen — was doch von großer Wichtigkeit für diese Deutung wäre — bis heute nicht die geringsten Anhaltepunkte dafür vor, gegen welche Angreifer die *Myrmecodia*-Ameisen ihre, nach Haberlandt ziemlich harmlosen Waffen zu richten berufen wären.

Eigenartig sind die in der ersteren Richtung gewonnenen Ergebnisse; die Deutung an sich — Einrichtung gegen Vertrocknen — erachte ich für richtig, ihre Begründung indes für unzutreffend. Auf andere Weise soll nunmehr versucht werden, die klimatischen Verhältnisse, die doch ganz bedeutende Anforderungen an den Organismus der Epiphyten zu stellen haben, mit den Eigentümlichkeiten der Pflanze in Verbindung zu bringen. Es erscheint dies um so natürlicher, als gerade das Überstehen von monatelangen Trockenperioden ganz besondere Schutzeinrichtungen beanspruchen dürfte, wenn es sich eben um so hervorragend exponierte Standorte, wie sie die *Myrmecodien* einnehmen, handelt. Daß die Standorte dieser tatsächlich derart sind, soll zunächst mit den zu Gebote stehenden, spärlichen Angaben belegt werden, zu denen auch hier wieder Rumph den ersten Beitrag durch seine Mitteilung lieferte, daß die Ameisennester Amboinas *Durio* und *Cofassus (Vitex Cofassus)* bewohnen; (Rumphius, p. 120). M. Treub aber gibt Aufklärung über eine Eigenschaft des genannten Duriobaumes, nämlich, daß er wenig

*) In den folgenden Ausführungen ist, wenn nicht besonders bemerkt, unter *Myrmecodia* die Gesamtheit der Ameisen-*Rubiaceen* zu verstehen, die vier Gattungen mit etwa 60 Arten umfassen. Allen gemeinsam ist, soweit bekannt, die knollige Verdickung des basalen Stammteiles, welche ausgehöhlt und stets von Ameisen bewohnt ist.

belaubt, und weiter, daß er auch auf Java von *Myrmecodia* und *Hydnophytum* deswegen als Wirtsbaum bevorzugt wird.

Auf Gebeh fand J. Teysmann *Myrmecodia* „suspendues en grande quantité aux arbres sous le soleil ardent" (Teysm. p. 67), während Gaudichaud den *Myrmecodien* sogar auf Felsen begegnete, (p. 472). Augenscheinlich handelt es sich auch in diesem Falle um einen der Sonne völlig preisgegebenen Standort. [1])

Sehr eingehend schildert G. Karsten das Vorkommen der *Myrmecodien* (p. 185), die er schon a. a. O. als exquisite Sonnenpflanzen bezeichnet hatte. Auf Amboina traf er *Myrmecodia bullosa* sehr verbreitet an und „besonders häufig, mit anderen Vertretern ihres Genus gemischt, auf den dünnbelaubten Cajeputbäumen (*Melaleuca Leucadendron* und *minor*), welche stets sehr weit auseinanderstehend, eine Fülle von Licht durch ihr dünnes, aus meist vertikal gestellten Blattflächen gebildetes Laubdach hindurchlassen und, da sie überdies eine weiche Rinde besitzen, stets von einer Fülle lichtliebender *Epiphyten* beladen sind". [2])

Die Organisation der *Myrmecodien* für den sonnigen Standort und ihre Widerstandskraft gegen die äußersten Einflüsse des Sonnenlichtes muß nach alledem als unzweifelhaft gelten, deren Kompensation daher vorzüglich wirkende Schutzeinrichtungen erfordern. Es entsteht nun die Frage: Welcher Art sind diese?

Man betrachte den beblätterten Sproß. Bei Arten der Gattung *Myrmecodia* bildet er fast stets eine einzige, relativ kurze, unverzweigte, aufrechte, mäßig blattreiche Achse. Als den Einfluß der Bestrahlung mildernde Eigenschaften würden anzusehen sein: die überaus häufige lederartige Beschaffenheit der Blattspreite; abwechselnd tritt hinzu: Glanz derselben, Faltung, wellenförmige Gestaltung und endlich Kräuselung der Blattrandes. Von Wichtigkeit im Haushalt der Pflanze ist die spärliche Verteilung von Transpirationseinrichtungen. So kommen nach Treub Stomata bei der javanischen *Myrmecodia* allein auf den Blattunterseiten vor, was wohl auch bei anderen Arten der Fall sein dürfte. Als wirksamste Schutzmaßregel jedoch erscheint die in den Tropen auch sonst sehr verbreitete, eigenartige Steilstellung der Spreiten, auf welche die Strahlen bei hohem Sonnen-

---

[1]) Es ist mir wohl bekannt, daß Gaudichaud die *Myrmecodien* auch epiphytisch antraf; wenn er aber am Schlusse seiner Speziesdiagnose, also an hervorragender Stelle, sagt „in rupibus", so muß er sie wohl zufällig in größerer Zahl auf Felsen als auf Bäumen wahrgenommen haben; jedenfalls gilt die Möglichkeit ihres Gedeihens auf Felsen als erwiesen.

[2]) Der Vollständigkeit wegen mag erwähnt sein, daß allerdings nach Beccari (Malesia p. 169) an schattigen Stellen des Berges Ovalau auf Viti-Lewu das *Hydnophytum tenuiflorum* vorkommen soll, dessen Knolle als groß, dessen Stengel als zierlich bezeichnet wird. Beides widerspricht durchaus dem schattigen Standort, was keiner weiteren Erörterung bedarf. Ovalau aber ist überhaupt kein Berg, sondern eine Viti-Lewu benachbarte Insel. Diese Umstände sprechen ganz für die Haltlosigkeit dieser Angabe, deren Gewährsmann überdies Beccari nicht selbst ist.

stande fast nur in spitzem Winkel fallen können.[1]) Auch bei den *Hydnophyta* tritt diese Erscheinung auf, ebenso die derbe Konsistenz der Blattmasse; im übrigen sind einige Abweichungen zu verzeichnen. Mehrzählige Blattsprosse, dafür bedeutend kleinere Blattflächen; einige Arten treiben meterlang herabhängende Blattachsen, wodurch jedenfalls ein gewisser Schutz des Blattwerks erreicht wird. Nach alledem könnte der belaubte Sproß als der bedeutenden Bestrahlung hinreichend angepaßt betrachtet werden. Es erübrigt nunmehr zu erörtern, inwieweit dies bei dem verdickten basalen Teil der Fall sein könnte. Ohne Zweifel genießt dieser Schutz durch den zugehörigen Blattsproß, meiner Ansicht nach jedoch nur in ganz geringem Grade, und nur partiell, denn die für ersteren so ungemein zweckmäßige Steilstellung der Spreiten hinterläßt dem Knollen den Nachteil unzureichender Beschattung; ja, bei den Arten mit herabhängenden Laubtrieben fällt auch dieser geringe Schutz ganz fort. Der Eigenschutz des Knollens besteht eigentlich nur in der Zerklüftung der Oberfläche durch Furchen oder Höckerchen, die wohl die Bestrahlung bis zu einem gewissen Grade zu mildern geeignet sind, doch tritt diese Eigenschaft fast ausschließlich nur bei den Formen der Gattung *Myrmecodia* auf. Eine andere Schutzeinrichtung kommt kaum vor, wenigstens kann zunächst kaum etwas als solche gedeutet werden. Die äußere Korkschicht des Knollens ist auffallend schwach entwickelt, schleimige Säfte fehlen. —

Wenn man bedenkt, daß selbst in unseren Breitegraden u. a. Blätter von *Sempervivum* bei einer Schattentemperatur von 28 ⁰ sich infolge direkter Bestrahlung nach Askenasy bis auf 52 ⁰ erhitzen können, so wird es einigermaßen einleuchtend, welcher Erwärmung und den damit verknüpften Folgen für das ganze Individuum der ungeschützte Knollen unter dem Äquator ausgesetzt wäre — wenn er eine homogene Masse bildete.

Diesen Gefahren aber vorzubeugen, ist, nach meiner Überzeugung, eine der Funktionen der Galerien, die man weit passender Luftschächte nennen würde. Einem jeden, der sich die Wärme isolierende Kraft der Luft vergegenwärtigt, wird ohne weiteres einleuchten, daß die geräumigen, nur durch dünne Scheidewände getrennten und bis dicht an die Peripherie durchziehenden Hohlräume der Gefahr der Verbrennung, zum mindesten aber der Schädigung durch unverhältnismäßige Wasserentziehung, die gerade in regenlosen Zeiten zum Verhängnis werden könnte, in ausgezeichneter Weise entgegen wirken

[1]) An Spiritusmaterial wird die natürliche Blattstellung nicht immer erhalten bleiben, an Gewächshauspflanzen wegen Lichtmangel überhaupt nicht erst auftreten können. Auch darauf, daß zahlreiche Abbildungen offenbar von solchem Material gewonnen worden, möchte des besseren Verständnisses wegen hingewiesen werden.

müssen und zwar gleichgültig, ob mit oder ohne Anwesenheit der Ameisen. [1])

Als Pflanzen, denen im Gegensatz zur Mehrzahl der Epiphyten, der Kampf ums Licht mit ihren Genossen und den Individuen, welche sie tragen, versagt ist, werden die *Myrmecodien*, falls sie sich nicht auf hervorragend lichtdurchlässigem Substrate befinden, mehr oder weniger bald dem allmählichen Untergang entgegengehen, denn nach der eingangs wiedergegebenen Schilderung Karsten's und anderen Umständen nach gilt als der wesentlichste Faktor für ihr Gedeihen nur eine möglichst unbegrenzte Lichtfülle. Sicher werden die wilden Tauben, die nach Beccari als Verbreiter der *Myrmecodia*-Früchte anzusehen sind, diese überall aussäen, und bei ihrer, selbst in der Kultur zu beobachtenden bedeutenden Keimfähigkeit werden die Samen auch sicher fast überall keimen; aber zur weiteren Entwicklung werden nur die auf lichtvollem Substrat abgelagerten gelangen, immer nur an solchen Stellen hat man sie gefunden. Ihre ganze Organisation würde dem beschatteten Standort widersprechen. Zwar ist nichts über die Lebensdauer der *Myrmecodien* bekannt geworden, jedenfalls aber ist sie relativ unbedeutend. Hierfür spricht sowohl die mangelhafte Entwicklung ihrer Holzgefäßbündel als auch der schnell durcheilte Kreislauf vom Keimling bis zur fruchttragenden Pflanze, der kaum mehr als einen Zeitraum von zwei Jahren beanspruchen dürfte und zu einem Teile beleuchtet wird durch Forbes, welcher „die äußerste Schnelligkeit, mit welcher die Vollziehung der physiologischen Funktionen der Blumen aufeinanderfolgt, bemerkenswert findet. In dem Zeitraum von 36 Stunden erscheint die durchsichtige weiße Blüte, folgt ihr eine orangefarbene wässerige Frucht, reifen die Samen und keimen sogar in den kleinen Vertiefungen, in denen sie wachsen.“ (II. Bd. I. p. 84).

Die lenticellenartigen Organe.

M. Treub ist den von Schimper mit Recht geforderten Nachweis seiner Hypothese von den Atmungsvorgängen im Knollen schuldig geblieben; allerdings muß auch zugegeben werden, daß der dahin zielende, s. Z. vom Opponenten vorgeschlagene Versuch nicht gerade den Vorzug der Einfachheit hat. (II. p. 509). Ein bei weitem einfacherer Weg dürfte sich zur Klarstellung der Frage bieten.

---

[1]) Karsten, G., hebt als wesentlich bei *Myrmecodia bullosa* hervor die Verteilung der Höhlungen im Knollen. „Diese treten besonders auf der nach oben gerichteten Seite so dicht an die Peripherie der Pflanze, daß diese hier eine blasig aufgetriebene Oberfläche zeigt.“ p. 186.

Es ist klar, daß jemehr der Knollen nach dem Zenith zu ausgehöhlt, desto wirksamer die Isolation sein muß, und daß nichts anderes damit bezweckt, kann wohl ohne Bedenken angenommen werden.

Allgemein scheint man nämlich der Ansicht zu sein, daß die Luft in den Knollen stagniert; dies ist sicher nicht der Fall. Es muß ein täglicher, der Intensität der Bestrahlung entsprechender Luftwechsel stattfinden, und so trifft es sich, daß, während Assimilations- und Transpirationsapparate der Pflanze am intensivsten angespannt, auch die Luft aus den Schächten durch basale und sekundäre Öffnungen am lebhaftesten ausgetrieben wird, um nach Überschreitung des Kulminationspunktes, durch frisch einströmende ersetzt zu werden. So könnte es immerhin möglich sein, daß dieser zunächst auf physikalische Ursachen begründete Vorgang im Knollen noch von physiologischer Bedeutung für dieselbe ist. An dazu entsprechend vorbereiteten Pflanzen wird man nun die ausströmende Luft ohne bedeutende Schwierigkeiten auffangen und analysieren können und dadurch festzustellen imstande sein, ob den „Lenticellen" die ihnen von Treub zugeschriebene Bedeutung zukommt oder nicht.

Es dürfte hiernach der Karsten'schen Hypothese von der gleichzeitigen Absorptionsfähigkeit genannter Organe näher zu treten sein. — Wie schon früher dargetan, hat Karsten die Möglichkeit der Wasseraufnahme erwiesen, dem Anschein nach durch Behandlung von Knollenfragmenten mit Farbmitteln.

Während ich mich der Karsten'schen Theorie über den Endzweck der Lenticellen auf Grund eigener Versuche an lebendem Material durchaus anschließen kann, bin ich über das treibende Prinzip selbst anderer Ansicht. Nach meiner Meinung liegen die Bedingungen zur Bildung von Kondensationswasser deshalb wenig günstig, weil die dünnwandigen, überdies mit Korktapete bekleideten Luftschächte jähe Temperaturschwankungen innerhalb des Knollens doch eigentlich ausschließen. Andererseits hat sich in mir allmählich die Überzeugung gefestigt, daß die „Lenticellen" in der Regel bei weitem umfangreichere Absorptionsleistungen, als wie sie Karsten vorschwebten, zu überwältigen haben. Ja, ich bin zur Ansicht gelangt, daß die Knollen nicht nur vermöge ihrer Konsistenz als Wasserspeicher anzusehen sind, sondern gegebenenfalls, d. h. im allgemeinen, auch wirkliche Wassersammler, Zisternen, darstellen, wobei der sogenannten Korktapete vermöge ihrer Kapillarität anscheinend die Funktion die Verteilung des Wassers nach unbenetzten Teilen der Schächte zufällt. Diese Annahme gestatte ich mir in folgendem zu begründen.

Betrachtet man die verschiedenen Knollenformen, soweit es das vorliegende Material zuläßt, so sind zwei Haupttypen wahrzunehmen. Bei dem einen Typus nähert sich der größte Querdurchmesser des Knollens sehr stark dem Substrat der Pflanze; sie berührt jenes daher in einer größeren Fläche und erhebt sich über den ursprünglichen Anheftungspunkt. Es ist dies derjenige Typus, der den *Hydnophytum*-Arten vornehmlich eigen ist, doch nehmen ihn auch diejenigen *Myrmecodia*-Individuen an, die zwischen Ästen oder anderen Hindernissen eingekeilt, nach oben zu wachsen gezwungen waren, vielleicht auch solche, die

auf horizontalem Substrat angesiedelt, ihr Gleichgewicht auszubalancieren vermochten, wie dies zuweilen bei kultivierten Exemplaren zu bemerken ist. Gewöhnlich stellen aber die *Myrmecodia*-Arten einen hiervon abweichenden Typus dar. Ihre Knollenbasis ist, da sie später am Dickenwachstum weniger Anteil nimmt, in der Regel von weit geringerem Querdurchmesser und gewöhnlich unregelmäßig konisch gestaltet. Der Knollen erhebt sich wenig oder garnicht über die Anheftungsstelle und scheint weniger eine dem Gesetz des Heliotropismus, als demjenigen der Schwere folgende Masse. Für diesen, den *Myrmecodia*-Typus, gibt Karsten ein instruktives Bild bei einer Schilderung des Wachstums der *Myrmecodia bullosa* (p. 185).

„Die Lage der *Myrmecodia*-Individuen an ihren Wirtsbäumen ist bei jungen leichten Pflänzchen zunächst eine auf dem Ast aufrecht sitzende. Mehr oder minder mächtige Wurzeln besorgen die Befestigung und Wasserzufuhr zugleich. Bei immermehr fortschreitender Größen- und Gewichtszunahme sind die Wurzeln aber schließlich nicht mehr imstande, die Pflanze in dieser Stellung zu erhalten. Sie neigt nach der einen Seite mehr und mehr hinüber und nimmt schließlich die hängende Lage ein, die man bei stärkeren Individuen fast immer antrifft, wenn sich die Pflanze nicht an einer Astgabelung oder einer sonst begünstigten Stelle festgesetzt hatte. Die oft mehrfach um den Ast geschlungenen Wurzeln gleichen dann Tauen, an denen die Pflanzen in der Höhe befestigt sind. Die Bemühungen des Stammes, seine Blätterkrone wieder aufzurichten, spiegeln sich in der gewaltigen Krümmung der Achse wieder, welche sich oft sogar bis auf den angeschwollenen Teil erstreckt und die *Myrmecodien* zu so ungelenken Objekten jeder Alkoholsammlung macht."

Die Hängelage der *Myrmecodien* ist also die normale, und daher muß hiermit zweifellos ein besonderer Vorteil verbunden sein. Ein solcher ist zunächst nicht erkennbar; mir wenigstens gelang es nicht, eine hinreichende Erklärung für die Zweckmäßigkeit dieser Einrichtung zu finden, so lange ich nicht die durch den Übergang zur Hängelage verursachte Lageveränderung des basalen Knollenteils in Berücksichtigung zog. Dann erst schien das Rätsel gelöst. Dieser Teil wird nämlich zugleich mit den Schachtöffnungen durch das mit der weiteren Entwickelung sich vollziehende Herabneigen des Knollens allmählich mehr oder weniger nach oben gerichtet und damit dem Niederschlagswasser der Lauf in das Innere gebahnt.

Einige Abweichung in dieser Beziehung bieten die Formen des *Hydnophytum*-Typus. Hier wird ein Teil des auf die Pflanze niedergehenden Regenwassers zwischen Knollen und Substrat hinuntergleiten und wohl in kleineren Mengen Wege in die Schächte finden. Zugegeben, daß hier die Bedingungen für den Wassereintritt weniger günstig liegen, der Nachteil wird auf andere Weise wieder ausgeglichen. Die ganze, relativ bedeu-

tende, sich dem Substrat anschmiegende Fläche des Knollens ist nämlich förmlich mit „Lenticellen" vollgepflastert. Man wird aus dieser auffallenden Tatsache ohne Zweifel die Vermutung, daß an diesen Stellen heruntersickerndes Wasser möglichst ergiebig aufgesaugt werden soll, ableiten können.

Freilich, was hier über das Eindringen von Niederschlagswasser in die Knollen ausgesprochen, kann für die große Mehrzahl der Formen noch nicht als erwiesene Tatsache, sondern nur als — vielleicht kühn erscheinende — Annahme gelten. Nichtsdestoweniger ist sie wohl begründet, insofern als eben allgemein nicht nur direkte Einrichtungen zur Abweisung des zu den Öffnungen strömenden Wassers fehlen, sondern sogar bei einzelnen Formen unzweifelhafte Wasserfangvorrichtungen vorhanden sind. Zum anderen steht dem nichts entgegen, daß einmal eingedrungenes Wasser und zwar jedenfalls mit Hülfe der lenticellenartigen Organe, für die Pflanze nutzbringend ausgebeutet werden könnte; die *Myrmecodien* würden dann eben nur, die allerdings mäßig große Zahl derjenigen Fälle, in denen Pflanzen ihr Bedarfswasser in, von den Wurzeln räumlich getrennten, hierzu geeigneten Organen zur Verwertung sammeln, um einen bislang noch unbekannten bereichern. (Nicht unähnlich liegen ja auch die Verhältnisse bei den *Dischidia*-Arten mit schlauchtragenden Blättern, deren Funktion als Zisternen von M. Treub und K. Goebel anerkannt wurde.) Für eine derartige Anschauung liegen tatsächlich eine Reihe wichtiger Anhaltspunkte vor. So begegnet man geradezu häufig konserviertem Material mit ziemlich bedeutenden Knollendefekten,[1] welche ehemals unzweifelhaft reichliche Wassermengen in das Innere passieren ließen und zwar, wie die verheilten Wundränder und ein anderer sogleich zu erörternder Umstand bezeugen, lange Zeit vor Entfernung von seinem Standort. Nichts, finde ich, könnte die Anpassung des Knollens an direkte Wasseraufnahme schlagender dartun. Eine andere Erscheinung ist von besonderem Interesse; nämlich die regelmäßige Bildung von Adventivwurzeln an solchen Wunden. So fand ich u. a. an einem *Hydnophytum formicarum* der hiesigen Alkoholsammlung eine solche in Gestalt einer gegen 4 cm weiten, kesselartigen Vertiefung derart mit Wurzeln durchzogen, wie man dies bei den Urnenblättern der *Dischidia Rafflesiana* zu sehen gewohnt ist. So paradox es auch klingen mag, hat es nicht den Anschein, als ob diese se-

[1]) Auch zahlreiche Abbildungen stellen *Myrmecodien* mit Knollendefekten dar. Die Entstehung derselben dürfte weniger auf Verletzungen tierischerseits, als auf das, vielleicht durch Störung in der Stoffzufuhr entstandene Absterben von Gewebemassen zurückzuführen sein — eine Erscheinung, die auch bei kultivierten Pflanzen und zwar vorzugsweise an den Ursprungsstellen neuer Schächte zu beobachten ist. Daß ein solcher Prozeß nach meiner Erfahrung gewöhnlich nur eine geringe Ausdehnung annimmt, dürfte jedenfalls aus einer bedeutenden Anhäufung fäulniswidriger Stoffe (Tannin?) resultieren, worin sich wiederum eine weitere Anpassung an die vorliegenden eigenartigen Bewässerungsverhältnisse offenbart.

kundären Wurzelmassen dazu bestimmt wären, die „Lenticellen“ in der Absorption des durch die unnatürliche Öffnung vermehrt eindringenden Wassers zu unterstützen?

Eine weitere Stütze für meine Vermutung lieferte mir der folgende Versuch der Wasserversorgung einer *Myrmecodia* unter Ausschluß der Wurzelbewässerung.

Der Knollen einer älteren Pflanze von *M. armata* DC.[1]) wurde, da seine natürlichen Öffnungen unzugänglich waren, nahe der Basis mit einer künstlichen versehen, vermittelst dieser von Zeit zu Zeit mit Wasser (zuweilen unter Zusatz von Nährsalz) bei hängender Lage gefüllt und zunächst in dieser belassen. Nach 10—12 Stunden war die eingefüllte Wassermenge (ca. 12 ccm) absorbiert. Die Wurzeln, die dabei vor jeder Benetzung geschützt blieben, zeigten sich bis zum Schluß des Versuchs völlig straff; die Pflanze selbst aber unterschied sich bezüglich ihres Befindens nicht im geringsten von normal bewässerten Pflanzen. Der Versuch dauerte über sechs Monate.

Seit Beendigung dieses Versuchs wird die nämliche Pflanze permanent (jetzt etwa seit zwei Jahren) durch Eintauchen bewässert und zwar derart, daß weniger auf Durchtränkung des Wurzelballens geachtet, als auf gehörige Füllung des Knollens mit Wasser, das dank der Hängelage des ersteren einstweilen zum großen Teile im Inneren festgehalten bleibt. Diese eigenartige Bewässerungsweise ist, wie ich mit Bestimmtheit annehme, Ursache des von da ab zu konstatierenden, wesentlich günstigeren Gedeihens der Pflanze. — Bei einem anderen Exemplare wurde monatelang für ständigen Wasservorrat im Knollen gesorgt; auch dieses befand sich offenbar unter solcher Behandlung wohl.

Indes als wichtigster Beweisgrund für meine Hypothese mögen die Funde von Guppy und Forbes gelten. Auf den Salomons-Inseln wurde von ersterem eine morphologisch wie biologisch höchst interessante *Hydnophytum*-Form angetroffen, die Beccari nach ihrem Entdecker *H. Guppyanum* nannte. Der langgestreckte kahnförmige Knollen dieser Art ist nach Guppy durch annähernd senkrechte Querwände in große Zellen geteilt, deren jede oben mit einer runden oder schlitzförmigen Öffnung versehen ist.[2])

[1]) Die *Myrmecodia Javas* ist, wie Beccari nachwies, weder *echinata* Gaud., noch *tuberosa* Jack, wie Treub festgestellt; sie kann aber auch nach dem Vorschlage des letzteren kaum als *tuberosa* Becc. geführt werden. Von Blume wurde, aller Wahrscheinlichkeit nach, als *tuberosa* die javanische *Myrmecodia* beschrieben. Sei es, daß er die Pflanze Javas mit derjenigen von Sumatra für identisch hielt, sei es, daß er diese Artbezeichnung für das Genus noch nicht angewandt wußte; auf keinen Eall war sie statthaft. In richtiger Erkenntnis der Sachlage taufte sie De Candolle in *armata* um, was hier Erwähnung finden mag, weil dieser rechtmäßigen Korrektur nur höchst selten Rechnung getragen wird.

[2]) Inbezug hierauf bemerkt Beccari: Befremdend erscheint es mir, daß sich die Ameisen veranlaßt fühlen, eine so große Anzahl von Öffnungen in dem am meisten zugänglichen und sichtbaren Teile des Knollens zu machen. (!)

Da letztere oft so groß, daß man einen Finger hineinstecken kann, und da ferner die Lage der Knollen stets eine horizontale, so muß sich in ihnen notwendigerweise Regenwasser sammeln. Die aufgefundenen Exemplare haben denn auch tatsächlich solches enthalten. Beccari bemerkte in den Knollen neben „Lenticellen" auch vereinzelte Wurzeln und gab s. Z. der Vermutung Raum, daß die in dem schmutzigen Wasser verwertbaren Substanzen durch die „absorbierende Fläche" ausgenutzt würden (p. 135).

Als zweites Beispiel einer wassersammelnden *Myrmecodie* repräsentiert sich eine von Forbes gefundene Art, die von ihm folgendermaßen skizziert wurde.[1] „Später, auf Amboina, wo *Myrmecodia* und *Hydnophytum* in Menge wachsen, fand ich zahlreiche Exemplare mit einer großen Zentralkammer voll Wasser — nicht Regenwasser [2], und rund herum erstreckten sich die mit Ameisen, von derselben Art wie auf Java, besetzten Galerien."

Nicht ohne Erfolg ist ferner das Spüren nach weiteren Formen mit anscheinend direkten Wasserfangeinrichtungen. So haben die Knollen von *M. salomonensis* nach Guppy zahlreiche, in Kurvenlinien angeordnete, sekundäre Öffnungen; diejenigen des *Myrmephytum selebicum* zeigen kleinen Kratern ähnliche, mit Öffnungen versehene Warzen. Auch der Riesenknollen des *Hydnophytum tortuosum* hat verschiedene sekundäre Öffnungen von kraterförmiger Gestalt, ebensolche, und zwar über die ganze Oberfläche verbreitet, sind dem Knollen der *Myrmecodia candariensis* eigen.

Wenn auch in manchen der angeführten Fälle die sekundären Öffnungen das Werk der Ameisen sein mögen, die sich dadurch Erleichterungen im Betriebe ihres Haushaltes verschaffen, in anderen sind sie, resp. scheinen sie spontaner Art; wie dem auch sei, sie bieten, wenn auch nicht immer in namhafter Weise, Gelegenheit zur Aufnahme von Wasser. Die interessantesten hierher gehörenden Fälle bilden zweifellos die erwähnten, von Guppy und Forbes gefundenen Formen. Für beide hatte man bisher nur Erklärungen mit Vorbehalt. Nach obigen Erörterungen dürften gerade sie geeignet sein, alle Zweifel über die biologische Bedeutung der Knollen und damit gleichzeitig endlich den diesen Pflanzentypus umgebenden Nimbus zu nehmen. Freilich wird noch ein experimenteller Nachweis in größerem Maßstabe an anderen Formen und unter möglichst natürlichen Verhältnissen zu erbringen sein.

Es ist ohne weiteres klar, daß Überfluß angesammelten Wassers zum Verderben gereichen muß, besonders, sobald die Tragfähigkeitsgrenze der Wurzeln überschritten wird. Und diese

---

[1] Forbes, H. O., II Bd. I. p. 87.

[2] Forbes irrt zweifellos in dieser Annahme. Für gleich unwahrscheinlich muß die Angabe Treub's gelten, nach welcher einige in einem geöffneten *Myrmecodia*-Knollen von ihm bemerkte Tropfen Wasser von Kondensation herrühren sollten.

scheint nicht besonders groß; bei einer relativen Spärlichkeit des Wurzelsystems haben die einzelnen Wurzeln nur mäßige Ansaugungsfähigkeit. Ihre Festigkeit aber steht derjenigen der meisten Epiphytenwurzeln, z. B. den von baumbewohnenden *Araceen*, *Orchideen* und *Bromeliaceen* ganz bedeutend nach. So wird es sich ereignen, daß überlastete Knollen vom Substrat herabgerissen werden; wiederholt ist denn auch von herabgefallenen Pflanzen berichtet worden, und Rumph überliefert uns, daß die Berührung solcher, wenn bereits in Verwesung übergegangen, bösartige Geschwüre erzeuge.

Zusammenfassung.

Das die Entstehung der Schächte bedingende, beständige Absterben von Gewebemassen im Knollen, welches mit Recht als ein bedeutender, nur durch besondere Vorteile ausgleichbarer Substanzverlust hingestellt wurde, erweist sich dem Vorangegangenen nach von doppeltem Nutzen für die Pflanze: Die Bildung der Schächte ist gleichbedeutend mit dem Entstehen eines jedenfalls vorzüglich wirkenden, die Pflanze namentlich während der Trockenperioden gegen übergroße Erwärmung und Wasserabgabe schützenden Isolierapparates. Sie ist ferner gleichzuerachten mit der Schaffung einer, allerdings nicht unter allen Umständen in Tätigkeit tretenden Sammelstelle für Wasser, welches durch Vermittlung der lenticellenartigen Gebilde dem Organismus die Entfaltung eines intensiveren Wachstums, speziell aber eine beträchtliche Vergrößerung des Knollens gestattet, so daß letzterer in regenlosen Zeiten seiner Bestimmung als Wasserspeicher in höherem Grade zu entsprechen vermag.

Anmerkg.: Es scheint mir der Mühe wert, zu untersuchen, inwieweit die Hohlräume, welche die Blätter gewisser Pflanzen mit ihrem Substrat bilden (*Conchophyllum* usw.) und ferner die Aushöhlungen der Stengel von *Polypodium sinuosum* (cf. G. Karsten) zu Isolierungszwecken erzeugt sind.

Das Jugendstadium gewisser Ameisenpflanzen.

Auf dem Gebiete der Symbiose-Forschung ist eine bemerkenswerte Lücke geblieben; man hat dem Jugendzustand der Ameisenpflanzen keine Beachtung geschenkt, also derjenigen Entwicklungsstufe, in welcher eine Pflanze zur Beherbergung von Schutzameisen noch unbefähigt, also anscheinend hülflos ist. Dieses Stadium ist, wie gezeigt werden soll, in gewissen Fällen von Interesse.

Bekanntlich hängt die Existenz einer jeden Pflanzenart, abgesehen von der Erfüllung ihrer Vegetationsbedingungen, noch davon ab, daß die Individuen derselben in jedem Entwicklungsstadium, wenn auch nicht gegen vereinzelte, so doch gefahrdrohende Angriffe tierischerseits durch im Kampf um ihr Bestehen erworbene Schutzeinrichtungen sichergestellt sind. Anpassungen an den Schutz durch Ameisen könnten demnach

allein bei solchen Arten zur Ausbildung gelangt sein, bei denen sich die Wirksamkeit des die jungen Individuen schützenden Mittels im Verlauf der weiteren Entfaltung jener verminderte.[1]) Hieraus aber würde sich in bestimmten Fällen die erwünschte Möglichkeit ergeben, durch vergleichende analytische Untersuchung des Laubwerks junger, noch unbewohnter, wie auch älterer Exemplare derselben Spezies eventuell sowohl die Art des betreffenden Schutzmittels kennen zu lernen, als auch hinsichtlich Vorliegens von Myrmecophilie die conditio sine qua non festzustellen.

Wenn man nun hierbei einerseits unbedingt berechtigt sein wird, aus der übereinstimmenden Ausstattung beider Entwicklungsstufen einer Art mit Schutzmitteln auf das Fehlen myrmekophiler Anpassungen zu schließen, so wird entgegengesetztenfalls, also bei wesentlich ungleicher Anhäufung von Schutzstoffen, noch nicht ohne weiteres das Vorliegen von Myrmecophilie angenommen werden können, was ich an zwei Beispielen erläutern möchte.

Bei irgendeiner *Hydnophytum*-Art wird — was ich übrigens bereits als feststehend erachte — eine bemerkenswerte Differenz bezüglich der Anhäufung oder Konzentration von Stoffen, welche als Schutzmittel gelten können, in beiden Entwicklungsstadien nicht ermittelt. Daraus kann unmittelbar gefolgert werden, daß die Anwesenheit von Ameisen als Schutztruppe nicht erforderlich, auch wenn letztere ihren Wirtspflanzen Dienste zu leisten vermöchten. Das Vorliegen myrmekophiler Anpassung gilt als ausgeschlossen.

Zweites Beispiel. Die jungen, noch unbewohnten Pflänzchen irgend einer anderen Ameisenpflanze findet man selten heimgesucht von Blattschneidern, welche jedoch ältere, aus irgend einem Grunde unbewohnt gebliebene Exemplare sehr gut ausfindig zu machen wissen und unfehlbar skelettieren. Der Selbstschutz der jungen Pflanze, d. h. der höhere Sättigungsgrad derselben mit irgend einem Schutzmittel ist hierdurch auch ohne weitere Experimente erwiesen. Verfrüht aber wäre es, ebenfalls daraus den Schluß abzuleiten, die der Pflanze eigentümlichen, zum Anlocken von schützenden Ameisen geeigneten Einrichtungen wären besonders zu diesem Zwecke gezüchtet. Allein die bedingte Möglichkeit des Vorliegens myrmekophiler Anpassun-

[1]) Die Ursache der Immunität ganz junger Ameisenpflanzen dürfte meines Erachtens kaum anders als in größerer Anhäufung, beziehungsweise in höheren Konzentrationsgraden gewisser, von jenen geführter Stoffe bestehen. Die junge *Cecropia* verdankt ihre Unantastbarkeit höchstwahrscheinlich ihrem Reichtum an Kautschuksaft, und da die jungen Sprossen zurückgeschnittener Pflanzen ebenfalls außerordentlich saftreich, so scheint es nicht ausgeschlossen, daß auch Pflanzen in diesem Zustande gemieden werden, während das vordem nicht der Fall war. Fr. Müller fand die ersten Blätter der Sprossen geköpfter Pflanzen ohne Haarkissen (I. p. 282). Besteht vielleicht ein innerer Zusammenhang zwischen der Erscheinung des Saftreichtums und der der Bildung von Haarkissen?

gen kann hieraus abgeleitet werden, den Wahrscheinlichkeitsnachweis zu liefern, bliebe noch vorbehalten.

Naturgemäß wäre das auf solchen Prinzipien beruhende Ermittelungsverfahren einigen Einschränkungen unterworfen; so könnte es u. a. nur in Betracht kommen bei denjenigen Arten, deren Laubwerk das tatsächliche oder vermutliche Ziel tierischer Angriffe ist, während die immerhin zahlreichen Formen, deren spezielle Einrichtungen nur auf Erzielung des Blütenschutzes hindeuten, auszuschließen sind. Ferner ist es eine genugsam bekannte Tatsache, daß auch noch so wirksam erscheinende Schutzmittel nicht immer eine universelle Wirkung ausüben, und daß daher an ein und derselben Pflanze häufig verschiedenartige, sich gegen die Angriffe verschiedener Tiergattungen richtende Schutzmittel zur Ausbildung gelangt sind. Dies ist auch eine, bei einigen Ameisenpflanzen wiederkehrende Erscheinung, mit der bei Vergleichsanalysen zu rechnen wäre, weil anzunehmen ist, daß bei Pflanzen mit äußeren Schutzmitteln andere Verhältnisse vorliegen. Die *Myrmecodia*-Knollen dürften doch nur deshalb mit Dornen gespickt sein, weil an ihnen mehr Begehrenswertes als an denjenigen der unbewehrten *Hydnophyta*, und demnach würde sich wohl die junge *Myrmecodia* vor der älteren durch höhere Wirksamkeit innerer Schutzmittel auszeichnen müssen. Wenn demnach von zwei zu demselben Typus gehörigen Arten eine Form unbewehrt, die andere bewehrt, so wäre hierbei unbedingt mit jener zu operieren. Aus diesem Grunde wurde oben ein *Hydnophytum* als Beispiel herangezogen; was aber von diesem bezüglich Myrmecophilie gilt, ist selbstredend auch für *Myrmecodia* maßgebend.[1])

Perldrüsen bei *Cecropia*.

Mit der Bezeichnung Perldrüsen belegte bekanntlich F. Meyen jene Trichome und Emergenzen, die oft und zahlreich in kleinen perlartigen, wasserhellen Gebilden an verschiedenen grünen Teilen vieler Pflanzen erscheinen. Sie sind besonders charakteristisch für viele *Vitaceen*, *Piperaceen*, *Melastomaceen* und *Urticaceen*, seltener bei *Moraceen*, *Begoniaceen* und *Sterculiaceen*. Leider dehnte Meyen den Begriff Perldrüsen auch auf die sowohl morphologisch wie auch durch abweichende Entstehungsweise sich kennzeichnenden, jetzt als Müller'sche Körperchen bekannten Drüsen der Blattstielpolster bei *Cecropia*, wie auch auf die ganz analogen Gebilde der *Pourouma guyanensis* aus, und so ist es z. T. erklärlich, wenn jetzt unter Perldrüsen der *Cecropia* wohl nur die Müller'schen Körperchen verstanden werden,[2]) während die schon durch Meyen festgestellte Existenz wirklicher Perldrüsen auf diesen Pflanzen verschleiert blieb. Verborgen blieben

[1]) Zwecks Erweiterung der Kenntnisse der Schutzmittel gegen Tierfraß möchte ich mir an dieser Stelle zu entsprechenden Untersuchungen an beliebig anderen, mit äußeren Schutzmitteln versehenen Pflanzenarten anzuregen gestatten.

[2]) cf. Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien u. a. a. O.

sie aber auch denjenigen Forschern, welchen genannte Pflanze in deren Heimat als Beobachtungsmaterial überreich täglich zur Verfügung stand. So erwähnt sie Fr. Müller nicht, während ihm dieselben Organe an der sich durch emsigen Ameisenbesuch auszeichnenden *Bunchosia Gaudichaudiana* wohl bekannt waren (Schimper I. p. 65). In gleicher Weise waren sie dem Spürsinn Schimpers entgangen, der sie andernfalls sicher als willkommenes weiteres Belegsobjekt für seine Hypothesen herangezogen hätte. Das kann wohl nur dahin erklärt werden, daß derartige Perldrüsen am natürlichen Standort der *Imbauba* höchstwahrscheinlich infolge steter Nachstellung vonseiten der sogenannten Schutzameisen unter gewöhnlichen Verhältnissen überhaupt nicht beobachtet werden können, zum andern, weil Schimper nach seinen umfangreichen Untersuchungen der Pflanze an Ort und Stelle, solche an Gewächshausmaterial — von welchem sie reichlich produziert werden — für unwert befunden haben mag. (Hier träte also auch einmal der Nutzen des letzteren bei solchen Fragen zutage.)

Schimper gab zu (I. p. 44), nur zwei Beispiele zu kennen, bei denen mit Proteïnstoffen und fetten Ölen gefüllte, nicht der Reproduktion dienende Organe von Pflanzen geopfert würden. (Belt'sche und Müller'sche Körperchen.) Nach O. Penzig[1]) und M. von Raciborsky[2]) aber, welche diesem Gegenstande eingehende Untersuchungen gewidmet haben, enthalten die Perldrüsen auch Proteïn, Zucker und fette Öle, und stellt demnach die unter ähnlichen Bedingungen wie bei *Cecropia* erfolgende Abstoßung solcher Stoffe sogar eine ziemlich häufige Erscheinung im Pflanzenreiche dar. Auch die Perldrüsen der *Cecropia* führen außer Öltröpfchen Proteïn, wie ich bereits vor längerer Zeit nach einfacher Behandlung derselben mit Millons Reagenz gefunden habe; war die Reaktion häufig nur eine schwache, so kann das vielleicht auf die unnatürlichen Verhältnisse, unter denen die Entstehung dieser Gebilde erfolgte, zurückzuführen sein, wenigstens gelang es bei solchen, einer im Freien erwachsenen *Vitis*-Art (*V. inconstans*) eine kräftige Reaktion festzustellen.

Auf Grund der Kenntnis ihres Inhalts ist man wohl geneigt, die Perldrüsen als „food-bodies" aufzufassen. Die interessanten Beobachtungen M. von Raciborskys an *Leea hirsuta* und *Pterospermum javanicum* möchten diese Anschauung zunächst unterstützen: indessen spricht dagegen das Beispiel der perldrüsenreichen aber ameisenfreien *Gnetum*-Arten (Flora 1898 und 1900). Zunächst fehlt es, wie genannter Autor selbst zugibt, an jeglichen Anhaltspunkten für diesen Pflanzen etwa drohende tierische Angriffe, welche die Perldrüsenfresser abzuwenden hätten, und gebietet es die Vorsicht, auch hier eine ebenso abwartende Stellung ein-

---

[1]) Penzig, O., Über die Perldrüsen des Weinstocks und anderer Pflanzen. Atti del Congresso botanico internationale. Genua 1892.

[2]) I. 357 ff., II. p. 38 ff.

zunehmen, wie bezüglich der extranuptialen Nektarien, von denen man zwar weiß, daß sie vermöge ihrer Anziehungskraft auf gewisse Ameisenarten einen gewissen Schutz für die sie produzierenden Pflanzen im Gefolge haben können, wenn auch ihre Hauptfunktion wahrscheinlich eine andere, noch zu erforschende sein wird. (Schimper, III. p. 168).

Über die sogenannten Anpassungen der *Imbauba* an den Ameisenschutz.

Schimper's Theorie.

Dem Sinne der Lehre von den Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen nach kann bekanntlich das Schutzbedürfnis der Ameisenpflanzen nicht als ein ursprüngliches, sondern vielmehr als durch späteres Auftreten ihnen drohender Gefahren entstanden, gedacht werden. Im Kampf ums Dasein — nimmt man an — haben sich an ihnen durch Selektion bereits zu anderen Zwecken vorhanden gewesene Einrichtungen allmählich in solche, zum Anlocken von Schutzameisen geeignete, umgebildet; sie sind myrmekophil geworden.

Zwei Einrichtungen der *Cecropia* sind es, welche auf diese Weise nach W. Schimper zu myrmekophilen Organen umgestaltet sind: Die Müller'schen Körperchen und die Eingangspforten zu den Kammern des hohlen Stammes; beide sollten unzweifelhafte Anpassungen an den Besuch ihnen selbst gegenüber harmloser Ameisenarten, ohne deren nach außen schützende Funktionen der Fortbestand der Art nicht möglich wäre, darstellen.

Die anziehende Schreibweise Schimpers, die Art, wie er seine Autorität in die Wagschale wirft, in Verbindung mit dem Neuartigen, Fesselnden der Materie, ist ganz dazu angetan, diejenigen, welchen seine diesbezüglichen Abhandlungen nur zur Orientierung dienen, zu überzeugen. Dennoch wird manche seiner Hypothesen kühn, so manche Schlußfolgerung nicht einwandfrei von jenen erachtet werden, welche sich eingehender damit beschäftigen. Schon zu Lebzeiten Schimper's begann sich einige Opposition gegen die fraglichen Theorien bemerkbar zu machen; zunächst in sehr gelinder Form und zwar seitens des für die Beurteilung der Sache jedenfalls kompetenten A. Möller. Seite 86 seines klassischen Werkes „Über die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen" führt dieser aus: „Ich weiß wohl, daß der Schaden, den die Schlepperameisen auch hier in den Anpflanzungen anrichten, sehr bedeutend sein kann, daß sie auch hier bisweilen ganze Anpflanzungen entblättern; ich zweifle auch nicht, daß ihrer Tätigkeit auch hier eine Bedeutung zukommt für die Zusammensetzung der Gesamtvegetation. Nur vor einer Überschätzung dieses Einflusses habe ich warnen wollen." Man wird, glaube ich, kaum fehlgehen in der Annahme, daß diese Äußerung nur einen, in rücksichtsvolle Formen gekleideten Protest gegen die Schimper'schen Entwicklungen bedeuten soll.

Später trat E. Ule mit Meinungsabweichungen hervor. Derselbe bemerkte während der kälteren Jahreszeit in der Sumpfformation bei Moná alle Individuen einer sonst bevölkerten Zwerg-*Cecropia* frei von Schutzameisen, was in ihm die Meinung aufkommen ließ, daß es sich hier nur um ein Zusammenleben zum gegenseitigen Vorteil und nicht um eine absolute beiderseitige Abhängigkeit handele.[1]) Was Schimper gerade als wichtigstes Argument für eine Anpassung ansah, ist für Ule das Gegenteil eines solchen. Die als Anpassung gedachte Produktion und Preisgabe der für die Pflanze so wichtigen Eiweißstoffe, wie sie die Müller'schen Körperchen enthalten, stände im ungleichen Verhältnis zu dem Nutzen, den die durch erstere angelockten Schutzameisen verursachen. (II. p. 124).

Zum Teil in Übereinstimmung, zum Teil in Widerspruch erklärte sich E. Ule mit einer neuen Theorie über die Ameisenpflanzen, mit der Buscalioni und Huber überraschten (p. 85). Diesen war bei Durchforschung des Amazonasgebietes die ungeheuere Verbreitung der verschiedenartigsten Ameisenpflanzen in den Überschwemmungsgebieten aufgefallen, obwohl, wie selbe bemerken, „an diesen Standorten, wie schon a priori einleuchtet, keine Blattschneiderameisen zu fürchten sind, da dieselben so wie so durch die Überschwemmungen in der Anlage ihrer unterirdischen Bauten verhindert werden.“ Aus diesem vorzugsweisen Vorkommen der Ameisenpflanzen an periodisch überschwemmten Standorten zogen genannte Forscher die Schlußfolgerung, daß die Beziehungen der Ameisen zu ihren Nistbäumen gerade in diesen Gebieten ihren Ursprung genommen hätten, indem einfach die Tiere, durch die Verhältnisse gezwungen, sich auf die Bäume zurückzogen und zwar unter Bevorzugung solcher, die ihnen irgendwelche Vorteile boten. Auch nach Vordringen der von ihnen bewohnten Pflanzen auf trocknere Gebiete wären sie diesen gefolgt; hier hätten sich myrmekophile Eigenschaften weiter ausprägen können.

So plausibel diese Ausführungen für den Augenblick wirken, so stellen sich ihnen doch bald Einwände entgegen. Gesetzt den Fall, daß die Ameisenpflanzen früher wirklich aus den Überschwemmungsgebieten in trocknere Landstriche ausgewandert wären, so boten sie bis dahin den auf ihnen zwangsweise lebenden Ameisen entweder bemerkenswerte oder nur unerhebliche Vorteile. Ersterenfalls werden die Ameisen wahrscheinlich ihre vorteilhaften Wohnungen beibehalten und ihren Wirtsbäumen auf ihren Wanderungen gefolgt sein; eine weitere Vervollkommnung gewisser Einrichtungen zu ausschließlichen Anlockungsmitteln wäre, weil vollständig überflüssig, nicht gut denkbar. Im zweiten Falle wäre ein gleiches Verhalten der Tiere kaum anzunehmen; sie würden bei Erlangung voller Bewegungsfreiheit ihre Plätze mit günstigeren Niststätten auf anderen Bäumen oder auf dem Boden selbst vertauscht haben. — Ferner wäre gegen

[1]) I. pag. 387.

Buscalioni einzuwenden, daß die Verbreitung hygrophiler Pflanzen von den Höhen nach den Ebenen zu doch wohl viel natürlicher und leichter vonstatten gehen dürfte, als umgekehrt, und ebenso könnte man sich auch beispielsweise die Wanderung der Ameisen*akazien* aus den Tropenniederungen hin zu der Region der Xerophyten nur schwer vergegenwärtigen. Mit dieser Erwägung würde auch die Bemerkung Ules übereinstimmen, daß „allerdings einige Gebirgs-*Cecropien* zu den ameisenfreien gehören, doch gibt es auch eine Anzahl myrmekophiler Arten in den Gebirgen und Hochländern, und von dort mögen sie sich nach den Niederungen, deren meiste Pflanzen doch wohl aus den Gebirgen stammen, verbreitet haben.“ (III. p. 259).

Ameisenpforten und Haarkissendrüsen.

Mit der Entwicklungsgeschichte der Ameisenpforten hatte sich Schimper besonders eingehend befaßt, und ihren Ursprung bekanntlich auf den von der Axillarknospe auf das Internodium ausgeübten Druck zurückgeführt. Das Fehlen aller festen und zähen Elemente an dieser Stelle denkt sich aber Schimper als einen das bequemere Eindringen in die Hohlräume bezweckenden, erst durch Selektion erreichbar gewesenen Zustand. „Alle das Durchbohren an dieser Stelle erleichternden Eigenschaften mußten im Kampf ums Dasein erhalten und weiter gezüchtet werden. Sie führten schließlich zur Ausbildung des dünnen und weichen Diaphragmas.“ (Pflanzengeographie p. 158). Es ist uns jetzt verständlich“, sagt Schimper an anderer Stelle, „warum die Ameisen mit solcher Konstanz ihre Ein- und Ausgangsöffnungen in dem Grübchen bohren.“ — Die ursprüngliche Bohrstelle verlegt der Autor in die ebenfalls durch Druck der nämlichen Knospe auf das sich verlängernde Indernodium entstandene rinnenartige Vertiefung.

Wer mit Hülfe einer Nadel den *Cecropia*-Stamm an dieser Stelle untersucht, wird jener Behauptung vielleicht seine Zustimmung versagen müssen, denn er wird bemerken, daß der Widerstand, der sich der einbohrenden Nadel bei dem in Frage kommenden Stadium in der Rinne bietet, nicht erheblich größer ist als im Grübchen und ferner, daß selbst das Durchbohren der Wand neben der Rinne als keine besondere Leistung für eine Ameise angesehen werden könnte. Einen bemerkenswerten Unterschied wird man aber darin finden, daß, während das Diaphragma gänzlich von Milchgefäßen entblößt, die Rinne nur strichweise und an äußerlich nicht erkennbaren Stellen frei davon ist; unmittelbar daneben fließt, wie außerhalb der Rinne, bei der geringsten Verletzung sofort und relativ reichlich ein sehr unangenehm bitter schmeckender Kautschuksaft, und dieser Umstand macht es ziemlich unwahrscheinlich, daß die *Azteka* sich jemals in der Rinne Eingang zu den Kammern verschafft haben werden.

Zur Beurteilung der Bildung des Grübchens erscheint es von Nutzen, auf die Ursache des dasselbe hervorrufenden Druckes einzugehen; soweit ich die Verhältnisse zu überblicken vermag, geht die Entwicklung folgendermaßen vor sich. Bei einer Höhe des Internodiums von 1—2 mm beginnt dessen basale Knospe zu schwellen. Sie drängt sich seitlich in die Gewebe des ersteren, sich gleichsam eine Nische schaffend. Dieser Druck auf das Internodium erhält noch eine Verstärkung durch folgenden anderen Vorgang. Das zugehörige Laubblatt wird nämlich vom Hüllblatt des nächstälteren Internodiums eingeschlossen und bei seiner fortschreitenden Entwicklung durch dasselbe auch in der Richtung nach der idealen Sproßachse hin gepreßt, welcher Druck sich naturgemäß auch auf die Knospe übertragen muß. Die auf diese Weise vermehrte Druckwirkung hält relativ lange an, und zwar bis zu dem Zeitpunkte, an welchem die umschließende Hülle durch das sich weiter entfaltende Laubblatt gesprengt wird. Alsdann erst beginnt die Streckung des Internodiums durch an der Basis vor sich gehende Neubildungen; es schiebt sich gewissermaßen an der sich anschmiegenden Knospe vorbei in die Höhe (Rinnenbildung). Im letzten Entwicklungsstadium des Stammstücks wendet sich nun die Knospe von diesem ab, eine Lageveränderung, die anscheinend durch die eintretende Horizontalstellung des Blattstiels bedingt ist. Die Rinnenbildung hört auf. Die Entwicklung des die Bohrstelle bildenden Diaphragmas selbst stelle ich mir so vor, daß die Achselknospe sich unter Schonung der Epidermis in die verschiedenen, in Bildung begriffenen, äußerst zarten Gewebe einschiebt, diese zum großen Teile durchbrechend. Als notwendige Folge eines solchen Vorganges muß bei fortschreitender Entwicklung der Stammwand eine deren Stärke entsprechende Erweiterung und Vertiefung an der einstigen Druckstelle stattfinden.

Es ist vorhin gezeigt worden, daß Milchgefäße an den Stellen intensivsten Druckes fehlen, an solchen mit mäßigem Druck schwach, an druckfreien Stellen aber stark entwickelt sind: Nichts, meine ich, steht der Auffassung entgegen, daß einzig und allein die eben geschilderten Vorgänge maßgebend für die Ausgestaltung des Diaphragmas waren und gegenwärtig noch sind. Experimentell wird man auf dasselbe erheblich einwirken können durch frühzeitige Entfernung des Hüllblattes; ja, ich halte die Möglichkeit keineswegs für ausgeschlossen, Diaphragmen durch geeignete Vorkehrungen künstlich hervorzurufen.

Was die Müller'schen Körperchen betrifft, so kann man hinsichtlich ihrer Bedeutung für den Organismus der Pflanze nur Vermutungen aussprechen. Von unzweifelhaft hohem Wert für die Aufklärung ihrer Natur dürften da die ganz analogen, bereits von Meyen beschriebenen Gebilde der nahe verwandten *Pourouma guianensis* Aubl. werden. Ganz wie bei *Cecropia* werden hier an den Blattstielbasen Haarpolster, denen kleine Körnchen, nach Art der Müllerschen Körperchen, entsprießen, gebildet. Nichts ist bisher von etwa bestehenden Beziehungen

dieser doch schon seit geraumer Zeit bekannten Pflanze zu Ameisen berichtet, so daß man kaum das Vorliegen ähnlicher Verhältnisse wie bei *Cecropia* vermuten kann. Mögen daher diese Zeilen Forschungsreisenden im Heimatgebiet der *Pourouma* Veranlassung zu diesbezüglichen Beobachtungen geben, aus denen man vielleicht berechtigt sein wird, Schlüsse über die Bedeutung der Müller'schen Körperchen abzuleiten.

Über die Notwendigkeit des Ameisenschutzes.

W. Schimper ist es während monatelanger aufmerksamer Beobachtungen nur gelungen, wenig mehr als ein Dutzend geschnittener *Cecropien* zu entdecken, während Fritz Müller nach etwa dreißigjährigen Erfahrungen auch nur angeben konnte, die Blätter junger, noch unbewohnter Exemplare „häufig" entführt gefunden zu haben.[1] Beweisen diese Angaben zur Genüge die Wirksamkeit des Ameisenschutzes, so zeugen sie nimmermehr von dessen Notwendigkeit; sie sprechen aber anderseits doch für die wirtschaftliche Unabhängigkeit der *Atta* von der *Imbauba*. Es stehen diesen unersättlichen Geschöpfen eben andere unzählige und unerschöpfliche Quellen zur Verfügung. So geht aus den sorgfältigen Beobachtungen A. Möller's hervor, daß die Zahl der geschnittenen Pflanzen ganz außerordentlich groß, so daß weniger die Masse des von einer Art geschnittenen Materials, sondern die Mannigfaltigkeit desselben eine Rolle in dem raubsüchtigen Treiben der *Atta* spielt (Möller, l. c. p. 81).

„So ist immer zu berücksichtigen, daß die Schlepperameisen meist nicht auf einem kleinen Raume um ihr Nest herum, alle Pflanzen, die ihnen tauglich sind, kahl schneiden und dadurch töten, sondern daß sie offenbar zum Nährboden des von ihnen zu Nahrungszwecken gezüchteten Pilzes eine gewisse Abwechslung wünschen, daß sie von dieser Pflanze einige Blätter holen, dann von der nächsten und wieder einer anderen, ohne eine einzige ganz kahl zu schneiden; daß sie weite Strecken zurücklegen, um von einem bestimmten Baume Blätter zu holen, und auf ihrem Wege rechts und links Pflanzen unberührt lassen, die zu anderen Zeiten geschnitten werden. Dies mag im Norden Süd-Amerikas, in Nicaragua z. B., wo Belt seine Beobachtungen gemacht, anders sein. Dort wird gewiß der Einfluß der Ameisen auf die Pflanzengesellschaft ein bedeutsamer sein. Wir dürfen dies ohne weiteres annehmen, wenn wir von jenen „7 Zoll breiten Straßen mit dichtem Gewimmel" lesen, während hier bei Blumenau nur Straßen vorkommen, auf denen sich die Lastträger im Gänsemarsch bewegen." (p. 86).

Ich glaubte diesen Nachsatz Möller's besonders deshalb wiedergeben zu müssen, weil daraus ein positiver Beitrag für die Schutzbedürftigkeit abgeleitet werden könnte. Zugegeben, daß

---

[1]) Müller, Fr., I. p. 281. II. p. 112.

der Ameisenschutz unter den von Belt geschilderten Verhältnissen von größerer Bedeutung, so müssen konsequenterweise andererseits unter der Immunität der sich bekanntlich weit ausbreitenden *Cecropia*, andere Pflanzen ohne Ameisenschutz in um so höherem Maße unter der *Atta*-Plage zu leiden haben. Verschwinden diese aber deshalb vom Erdboden? Nein! Die Natur sorgt alsbald für angemessenen Ersatz der fortwährenden Verluste, unaufhörlich stellt sie den Ausgleich wieder her.

„Welche Wälder," fragt Belt, „können solchen Eindringlingen standhalten? Wie ist es möglich, daß die Vegetation nicht vom Erdboden weggefressen wird?"

Ich selbst möchte die Frage anschließen: Warum sollte die Natur den *Cecropien* den Vorzug so eigenartiger Anpassungen an solche Verhältnisse gewährt haben, wenn die übrigen Pflanzenarten auch ohne fremde Hülfe der *Atta* Trotz bieten können? — Würden jene, des Ameisenschutzes bar, von der Bildfläche verschwinden, wie das möglicherweise einigen anderen Arten ergangen sein könnte? Ich glaube sicher nicht. Myrmecophilie, gebe ich zu, kann vielleicht bei Arten mit schwach ausgeprägtem Regenerationsvermögen zur Entwicklung gelangt sein, nicht aber bei einer solchen, wie sie uns in *Cecropia* gegenübersteht, einer Pflanze, die beispielsweise selbst unter den elenden Vegetationsbedingungen des Gewächshauses, wenn an irgend einer beliebigen, sogar bereits verholzten Stammstelle zurückgeschnitten, nach nicht langer Zeit freudig neue Blätter erzeugt, während doch den Pflanzen des Urwaldes und der Capoeira auch nach Heimsuchung durch die *Atta* immer noch zahlreiche assimilationsfähige Teile erhalten bleiben.

Ein wohl nicht unwesentlicher Faktor für die Erhaltung mancher Arten, mag überhaupt in der Eigenart der Blattschneider liegen, ihre Opfer fast nie ganz zu entblößen. Diese Tatsache war schon Poeppig aufgefallen; er berichtet: „Eigentümlich ist der *Utaca* (einer *Atta*-Form) die Gewohnheit, nicht alle Zweige eines, zum Opfer ersehenen Baumes der Blätter zu berauben, sondern stets einige zu verschonen." (Poeppig, l. c. Bd. II. p. 239). In ähnlicher Weise äußerte sich, wie schon erwähnt, A. Möller.[1])

Einen interessanten Beitrag zur Frage der Schutzbedürftigkeit bietet eine anscheinend seltener wahrzunehmende Beobachtung A. Möller's über das Verhalten der Blattschneider gegenüber unverteidigten *Cecropien*: „Im Beginn des Winters 1892 bemerkte ich zu meiner Verwunderung bei Spazierritten in der

---

[1]) Als ein Beispiel der Indifferenz gegen die aus der Raubsucht der *Atta* entstehenden Folgen verdient beiläufig eine aus Ostindien stammende Pflanze, *Cajanus flavus* DC., angeführt zu werden, welche nach Poeppig in den Kaffeepflanzungen Kubas als Ableitungsmittel durch Zwischenpflanzung findet. Den Blättern dieser geben die *Viviaguas* (ebenfalls eine *Atta*-form) den Vorzug vor denen des Kaffeebaumes; selbst nach vielfacher Heimsuchung sollen die Pflanzen nicht eingehen. (Poeppig, Bd. II. p. 241).

Umgebung plötzlich auffallend viele, von Schleppern zerschnittene *Imbauben*. Bei genauerem Zusehen stellte es sich heraus, daß die betreffenden Bäume von Schutzameisen dicht bevölkert waren, und daß die Schlepper auch nicht durch überhängende Äste eines fremden Baumes zu den Kronen gelangt sein konnten. Herr Dr. Fritz Müller vermutete, und dies dürfte die einzig mögliche Erklärung sein, daß die Schlepperameisen, in diesem Falle *Atta discigera*, und die Schutzameisen nicht in gleichem Maße empfindlich sind. Sinkt die Temperatur unter ein gewisses Maß, so bleiben die Schutzameisen in einem halb erstarrten Zustande innerhalb ihrer Wohnräume, während diejenige Temperatur, bei welcher *Atta discigera* ihre Tätigkeit einstellt, um einige Grade tiefer liegt.“ (p. 82) — Ungeheure Materialvorräte standen also den *Atta* zu einer gewissen Zeit nach langer Entbehrung ungestraft zur Verfügung, und wie haben sich diese den gedachten Vorteil zu Nutzen gemacht? Genauere Angaben hierüber liegen leider nicht vor, wenn jedoch A. Möller wie auch andere Beobachter, die *Imbauben* zu anderen Zeiten nur selten geschnitten fanden, so dürfte in obigem Falle unter den Worten „auffallend viele“ wohl nur eine große Minderheit des Bestandes zu verstehen sein.

Auch E. Ule hat, wie schon an anderer Stelle bemerkt, von einer Zwerg-*Cecropia*, die er bei Moná unter ähnlichen Verhältnissen, ohne Schutzameisen antraf, berichtet, ohne auch nur mit einem Worte etwaiger Angriffe auf diese Pflanzen Erwähnung zu tun. Man muß daher wohl annehmen, daß diese überhaupt nicht gefährdet waren.[1])

Nachdem ich so das Schutzbedürfnis der *Imbauba* gegenüber der *Atta* hinreichend in Frage gestellt zu haben glaube, möchte ich noch kurz die Beweisführung Schimpers berühren. Schimper glaubte die Richtigkeit seiner Behauptung über das Vorliegen von Anpassungen an die Schutzameisen endgültig durch das Auffinden einer ameisenfreien *Cecropia* bewiesen zu haben, der ähnliche Einrichtungen abgingen, dafür aber in anderer Weise, und zwar durch einen das Aufklettern der *Atta* verhindernden Wachsüberzug des Stammes geschützt war. Diese Art, die er als *Corcovado-Cecropia* bezeichnete, fand er stets ameisenfrei. Ganz abgesehen von dem Bedenklichen, die Richtigkeit solcher Hypothesen durch „Parallelfälle“ beweisen zu wollen, ist darauf aufmerksam zu machen, daß es Schimper überhaupt unterlassen, die Brauchbarkeit des Laubes dieser *Cecropia*-Art für die Zwecke

---

[1]) Eigenartig ist es, daß sich auch Th. Belt nicht über die Folgen, welche die Periode ohne Ameisenschutz für die Ameisen-*Akazien* nach sich hat, ausläßt; er sagt darüber p. 222 nur folgendes:

„In der trocknen Jahreszeit der Ebene hören die *Akazien* auf zu wachsen. Hunger und Not überkommt alsdann die Ameisen, die während der grünen Jahreszeit in Luxus schwelgten. Viele der Dornen sind entvölkert und nur wenige von den Ameisen überstehen die Zeit der Not. Allein sobald der erste Regen einsetzt, treiben die Bäume kräftige Schosse, und die Ameisen vermehren sich wieder in Erstaunen erregender Schnelligkeit.“

der *Atta* zu ermitteln; somit würde also die fragliche Hypothese ihrer nach Schimper's eigener Meinung wichtigsten Stütze beraubt werden, wenn sich nachträglich dessen Untauglichkeit herausstellen würde. — Dies ist nun aber geschehen. Die Stämme älterer Exemplare der *Corcovado-Cecropia* (*C. hololeuca* Miq.) fand E. Ule, abweichend von denen jüngerer Pflanzen, mit einem braunen Rost überzogen, der aufsteigenden Ameisen kein Hindernis mehr bieten könnte. Schimper dürfte nach Ules Meinung nur jüngere Individuen gesehen haben (III. p. 257). Nach dieser Beobachtung würde also das Laubwerk der *Corcovado-Cecropia* einen geeigneten Werkstoff für die Pilzkulturen der *Atta* überhaupt nicht darstellen.

Immerhin könnte es sein, daß selbst dieses überraschende Ergebnis und alles das bisher gegen das Vorliegen von Myrmekophilie vorgebrachte Material noch nicht als ausreichend anerkannt werden möchte, in diesem Falle hätte ich auf einen Weg zu verweisen, der die Aufklärung der Frage in Aussicht stellen dürfte.

Man versuche, dem Sinne der Anpassungstheorie gemäß, sich den Urzustand der Ameisenpflanzen vorzustellen, sich hineinzuversetzen in die Periode, in welcher die *Cecropia* noch unbedroht, noch unbevölkert war. Nachdem sie im Frieden mit der sie umgebenden Fauna eine weite Verbreitung erlangt, war sie plötzlich hülflos den Verheerungen der *Atta* preisgegeben. Ganz enorm müßten die durch die heranstürmenden Scharen verursachten Verluste mit der Zeit geworden sein, denen folgerichtig die so überaus günstigen Nahrungsbedingungen eine Vermehrung und Ausbreitung ins Ungemessene gestattet haben mochte. Dies wäre der Zustand, welchem die Bildung von Anpassungseinrichtungen vorangegangen sein müßte, in diese Zeit würde man die erste Besiedelung der *Jmbauba* mit „Schutzameisen“ zu verlegen haben. — Die *Azteka*-Arten, welche man gegenwärtig als ihre ständige Besatzung kennt, waren vormals — man kann das wohl mit Recht vermuten — gleich vielen anderen Ameisenarten, Baumbewohner, und werden vor ihrer Bekanntschaft mit den trefflichen, bislang noch verborgenen Nisträumen des Stammes ihre Nester gewohnheitsgemäß im Gezweig desselben angelegt haben. Sollten nun aber diese spürsinnigen Tierchen wirklich ihre altgewohnten Behausungen ohne Aussicht auf Erlangung bestimmter Vorteile verlassen haben? Das wäre nicht gut denkbar. Da ihnen aber die Nistkammern noch verschlossen waren, muß ihre Anlockung auf etwas anderem beruht haben, und das kann nichts anderes gewesen sein, als die Perldrüsen und die Müllerschen Körperchen.

Das Nebeneinanderbestehen dieser verschiedenartigen Gebilde auf ein und derselben Pflanzenart wird hier zu einem wichtigen Faktum mit überraschenden Konsequenzen. Ich wiederhole hier noch einmal, daß der Wert der Perldrüsen als Ameisennahrung bereits festgestellt, derjenige der Haarpolsterdrüsen zur

Genüge bekannt ist; beiderlei Organe werden von der *Cecropia* in reichem Maße produziert. Aber es kann weder eins derselben allein, noch beide nebeneinander logisch als Anpassungsprodukte betrachtet werden. Waren die Müllerschen Körperchen nach der noch zu begründenden Hypothese Schimpers ursprünglich zu sezernierenden Funktionen bestimmt und zur Ameisennahrung ungeeignet, so müssen eben die Perldrüsen die Lockspeise für die Ameisen gewesen sein — dann aber käme selbstredend das Moment der Notwendigkeit zu weiteren, Anlockung bezweckenden Umbildungen in Fortfall.

Das Wahrscheinlichste würde meines Erachtens in der Annahme liegen, daß bereits vor der *Atta*-Gefahr Perl- wie Blattpolsterdrüsen den *Azteka* beim ersten Besuche auf der *Cecropia*, und zwar in einem für sie brauchbaren Zustande geboten waren, und daß nicht die flachen Rinnen, sondern die vertieften Knospendruckstellen ihren Weibchen die erklärliche Veranlassung zu Bohrversuchen zwecks Eierablagerung gaben.

Fast überflüssig ist es, auf die bedeutenden Verwüstungen, denen eingeführte Kulturpflanzen in der Neuen Welt ausgesetzt sind, hinzuweisen, und bekannt, wie machtlos oft der Pflanzer seine Reihen den einbrechenden *Atta*horden preisgeben muß. Die dem Nichteingeweihten auffallende Vorliebe dieser Geschöpfe für jene Pflanzen ist einfach erklärt durch den Mangel von solcher Kalamität angepaßten Schutzmitteln, deren Ausbildung in ihrer, der *Atta*plage fernen Heimat selbstverständlich nicht Bedürfnis war. Ein solches lag nur vor für die Glieder der spontanen Vegetation, von denen vielleicht bei Eintritt der Katastrophe hinweggerafft worden, was unzulänglich geschützt und gleichzeitig in dieser Hinsicht nicht fortbildungsfähig war, während das existenzfähig blieb, dessen Schutzorganisation vollkommen, beziehungsweise sich zu vervollkommnen vermochte. — Warum aber ist es allein der *Cecropia* nicht gelungen, sich in gleicher Weise gedachten Verhältnissen anzupassen? — Weil diese, meiner Auffassung nach, der Schutz vonseiten der sie bewohnenden Ameisen befreite von dem auf anderen Pflanzenarten lastendem Zwange der Aneignung zweckdienlicher Schutzstoffe. Mit E. Ule stimme ich überein in der Behauptung, „daß es sich hier nur um ein Zusammenleben zu gegenseitigem Vorteil, das an sich interessant genug ist, nicht aber um eine beiderseitige absolute Abhängigkeit handelt.“

In einem Falle müßte ich natürlich mit meinen Anschauungen kapitulieren; wenn nämlich die Existenz von bisher durch *Atta* gänzlich unberührt gebliebenen Gebieten aufgedeckt werden könnte, in welchen diese Pflanzen noch ihre angebliche Ursprungsform gewahrt, aber auch von den *Azteka* gemieden oder, wenn in seit langer Zeit nicht mehr von Blattschneidern bedroht gewesenen *Cecropia*-Wäldern Rückschläge bewohnter Pflanzen zu dieser Ursprungsform beobachtet werden könnten.

Ameisen*akazien.*

Gleich den *Cecropien* sind die Ameisen*akazien* in der Literatur schon um die Mitte des 17. Jahrhunderts erwähnt worden, aber erst Th. Belt machte sie zum Gegenstand biologischen Studiums. Von ihm rühren die interessanten Schilderungen über Leben und Treiben auf jenen Pflanzen, die Aufsehen zu erregen wohl berechtigt waren. Belt sprach als erster die Vermutung gegenseitiger Anpassung aus, während Schimper diese Hypothese auf Grund der Beltschen Beobachtungen und eigener Untersuchungen als vollendete Tatsache hinstellen zu müssen glaubte.

Bekanntlich finden sich an Ameisen*akazien* zweierlei verschiedene Ameisen anlockende Organe, die winzigen nährstoffhaltigen Drüsen der Blattspitzen und weiter die Nektarien auf den Blattstielen. Was letztere angeht, so gelang es bekanntlich Schimper selbst nach eifrigsten Bemühungen nicht, das Resultat seiner Beobachtungen mit der von Fr. Delpino aufgestellten Behauptung, daß erstere Anlockungsorgane für Schutzameisen darstellen, in Einklang zu bringen. Er mußte nicht nur bekennen, daß der Besuch extranuptialer Nektarien durch Ameisen nur für eine ganz geringe Zahl von Fällen direkt beobachtet worden, sondern auch, daß es an Nachweisen darüber fehle, daß z. B. mit solchen Nektarien versehene Infloreszenzen weniger zu leiden hätten, als solche, denen diese genommen waren (I. p. 87), und drittens, daß die Zahl der mit Nektarien versehenen Pflanzen, welche der *Atta* zum Opfer fielen, relativ groß war (I. p. 91). Es bleibt zur Zeit nichts übrig, als den Nektarien den ihnen zugeschriebenen Wert als im Kampf ums Dasein gezüchtete Anlockungsorgane abzusprechen; hieraus ergeben sich aber wieder die Grundlagen zur Beurteilung des Grades der Beziehungen zwischen der Pflanze und ihren Bewohnern, und diese können im vorliegenden Falle nur von gleich geringem Wert, wie bei der *Cecropia* sein, weil eben die Ameisen*akazien* bereits vor ihrer Besiedelung durch *Pseudomirmex* mit gedachten Nektarien, als unbeabsichtigten Lockmitteln, ausgestattet gewesen sein müssen. Eine Zwangslage zur Ausbildung spezieller, weiterer Anlockungseinrichtungen kann demnach überhaupt nicht mehr vorgelegen haben; in Konsequenz dessen müßten auch die Belt'schen Körperchen, die Drüsen der Blattspitzen, heute noch physiologisch die gleiche Rolle, wie zur Zeit der Besiedelung spielen und damals schon nebenbei die gleiche Anziehungskraft auf Ameisen ausgeübt haben, wie zur Jetztzeit. Ebensowenig wie die *Cecropien* sind meines Erachtens auch die Ameisen*akazien* myrmekophil; für diese Auffassung spricht auch gewissermaßen das gleichzeitige Vorkommen von Blattdrüsen auf drei, zwar nahe verwandten, jedoch spezifisch verschiedenen Formen: *A. spadicigera, sphaerocephala* und *Hindsii.*

Durch Belt ist auch die Art der Einnistung der *Akazien*ameisen bekannt geworden; derselbe Forscher möchte übrigens

die relativ mächtige Ausbildung der Stacheln mit der Bohrtätigkeit der Ameisen in Beziehung bringen, weil junge, noch unbewohnte Sämlinge seines Gartens nur mit schwachen Stacheln ausgerüstet waren. Dieser Ansicht ist jedoch nicht beizupflichten, da auch die jungen Individuen unserer Kulturen zuerst nur schwach bestachelt sind. Die Erstarkung der Stacheln beginnt erst mit derjenigen der Pflanze, wenn sie auch dann noch nicht die Größe der an spontan wachsenden Pflanzen erreichen. Daß jene letzteren, wie G. Haberlandt meint, nur einen problematischen Schutz gewährleisten sollten, möchte ich nicht zugeben; ihre Wehrhaftigkeit entspricht sicher mancher gut bedornten *Crataegus*-Art.

Vielleicht interessiert noch manchen Leser der Hinweis, daß die jetzt umstrittenen Belt'schen Körperchen bereits im Jahre 1697 durch Commelyn in „Hortus Amstelodamensis" abgebildet sind (cfr. Huth, I. p. 139).

Extraflorale Nektarien bei *Kompositen*.

Fr. Delpino und später R. von Wettstein haben die auffallende Tatsache des Auftretens extrafloraler Nektarien bei mehreren *Kompositen* festgestellt und diese, ohne auf Widerspruch zu stoßen, als myrmekophil bezeichnet. Durch Besprechung der bemerkenswertesten Fälle soll gezeigt werden, daß man hierüber auch anderer Meinung sein kann.

Centaurea montana ist die interessanteste dieser Formen, deshalb, weil sie nach Delpino in Italien durch Nektarien und Ameisenbesuch ausgezeichnet, in Österreich-Ungarn aber, nach von Wettstein, frei davon ist; die Umstände sprechen also tatsächlich für Myrmekophilie. Zur Führung des Nachweises wäre die nektarienfreie Form zum Standort der anderen zu pflanzen. Was mir indessen Zurückhaltung auferlegt, das ist die Fähigkeit dieser Art, bei großer Anspruchslosigkeit bezüglich der Wachstumsbedingungen, auf ungeschlechtlichem Wege eine nicht unbeträchtliche Ausbreitung anzunehmen, so daß ich wenigstens eine Notlage zur Bildung myrmekophiler Anpassungen vorläufig nicht erkennen kann. Bewiesen wäre sie erst durch die Verbreitungsunfähigkeit der ameisenfreien Form am Standort der ameisenführenden.

Jurinaea mollis hat von Wettstein nur höchst selten am natürlichen Standort ohne Ameisen angetroffen, was ihn veranlaßte, die ev. Nützlichkeit des Ameisenbesuchs experimentell zu erforschen. Von 50 durch Ameisen besuchten Blütenköpfchen konnte er nur zwei durch andere Insekten beschädigte, dagegen 17 mehr oder minder starke Verletzungen an 50 anderen Exemplaren wahrnehmen, zu welchen der Zugang den Ameisen durch gewisse Vorrichtungen verleidet war; nur 54 Prozent der Blütenköpfchen entwickelten sich normal (v. Wettstein, pag. 576. ff.)

Bei *Serratula lycopifolia* verfuhr von Wettstein in gleicher Weise und ermittelte folgendes: Von 50 Blütenköpfchen mit Ameisenbesuch waren 42 unversehrt geblieben, auf einem fanden sich Käfer, sieben wurden nicht wiedergefunden. 84 Proz. wären also intakt geblieben. (p. 582). Zu drei von 50 abgesperrten Blütenköpfen waren durch Zufall doch Ameisen gelangt, sechs waren in höherem oder geringerem Grade angefressen und verletzt, acht waren von Tieren besucht, von deren Schädlichkeit sich von Wettstein nicht überzeugen konnte, vier waren unauffindbar, die übrigen 29, also 58 Prozent, waren intakt geblieben.

Gegen diese Berechnung ließen sich Einwände erheben, denn wenn von 43 wiedergefundenen Exemplaren der *Serratula* nur eins verletzt war, so erhöht sich der Prozentsatz der von Ameisen besucht gewesenen, unverletzt gebliebenen auf nahezu 100 Prozent. Anderseits aber verschiebt sich bei Prüfung des Resultats der zweiten Reihe die Zahl der normal entwickelten ebenfalls ganz bedeutend nach dem Optimum. Es sind 6 von 46 wiedergefundenen Köpfchen angefressen gewesen, also der siebente bis achte Teil; nach diesem Verhältnis darf noch ein Stück von den sieben mit unerwünschtem Ameisenbesuch (3) und den nicht wiedergefundenen (4) Blütenköpfen als beschädigt angenommen und den obigen sechs zugezählt werden. Statt 58 Proz. müssen demnach 86 Proz. als intakt geblieben bezeichnet werden, da die 8 Stück = 16 Proz. von unschuldigen Käfern besuchten Exemplare doch nur die Zahl der intakt gebliebenen vermehren können. In gleicher Weise würde sich der Prozentsatz der Unverletzten bei *Jurinaea* von 54 auf 61 erhöhen.

Ohne Zweifel gewährt der Ameisenbesuch genannten Kompositen nach den wiedergegebenen Versuchen Nutzen. Mit Recht kann aber wohl angenommen werden, daß auch die Zahl der unbeschädigt bleibenden Infloreszenzen bei Vornahme der Versuche in großem Maßstabe prozentualiter zunehmen würde. Indes schon bei normaler Entwicklung von 61 bezw. 86 Prozent der ungeschützten Blütenköpfe kann von einer Bedrohung des Fortbestandes der *Jurinaea* und *Serratula* kaum die Rede sein, zumal es sich hier nicht um Annuelle, sondern um Pflanzen handelt, deren Lebensdauer sich doch immerhin auf eine längere Reihe von Jahren erstreckt. Überdies muß man bedenken, daß auch die minderbeschädigten Blütenköpfe noch produktionsfähig sind. — Gewiß sind die Ameisen, wie Schimper sagt, geeignet, unberufene Besucher von den Blüten fern zu halten, aber auch hier handelt es sich, meines Erachtens, nicht um ein absolutes Abhängigkeitsverhältnis, sondern nur um ein Zusammenleben zu gegenseitigem Vorteil.

Cordia nodosa myrmekophil?

Mein bisher zum Ausdruck gebrachter Standpunkt bezüglich Myrmekophilie hat sich noch keineswegs zu einem grundsätzlich abweichenden entwickelt; in *Cordia nodosa* z. B. kann es sich möglicherweise um einen typischen Fall von Anpassung an Ameisenschutz, dessen Feststellung jedenfalls von großer Bedeutung wäre, handeln.

Genannte Art produziert bekanntlich blasenartige Anschwellungen des Stengels, in denen stets Ameisen nisten, Hohlräume in Gestalt eines mit der Spitze nach unten gerichteten Konus, dessen Größe etwa $2^1/_2 \times 1$ cm beträgt. Über die Entstehung dieser Blasen gehen die Meinungen auseinander, W. Schimper hält sie für spontane Gebilde[1], C. Mez für vererbte Gallenbildungen.[2] Man hat es hier unbedingt mit einem äußerst interessanten Fall zu tun, der die Möglichkeit, Klarstellung der Anpassungsfrage zu bewirken, bietet. K. Schumann[3] und C. Mez[4] wiesen nämlich auf eine Eigentümlichkeit der *Cordia* hin, der auffallenderweise nicht die erforderliche Beachtung zuteil geworden, auf die Eigentümlichkeit nämlich, daß die Exemplare von den Antillen keine Spur einer Anschwellung zeigen.

Wenn es sich hier um im übrigen normale Blütenzweige handelt — und das setze ich voraus — so würde im Hinblick auf das Faktum, daß die verschiedenen Blattschneiderarten nach Poeppig u. A. auch ganz verschiedenartige Bedürfnisse an den Tag legen, die Wahrscheinlichkeit myrmekophiler Anpassungen bei *Cordia* sehr nahe gerückt sein;[5] bewiesen könnten sie aber erst dadurch werden, daß man auf dem Festlande in entsprechendem Maßstabe Kulturversuche mit der Antillenform anstellt, und zwar in verschiedenen Gegenden, in denen die blasentragende Form gemein ist. Die eventuelle stete Vernichtung ihrer Blüten, also die Unmöglichkeit, sich unter sonst entsprechenden Bedingungen zu verbreiten, wäre der denkbar beste Nachweis für die Anpassung der blasentragenden Festlandsform an den Ameisenschutz, dessen die Inselpflanze aus gewissen Gründen nicht bedarf.

Schlußbemerkungen.

Mehr als einmal ist als Argument für myrmekophile Anpassung die Tatsache, daß sich auf einer Pflanzenart stets nur eine bestimmte Ameisenart angesiedelt hätte, herangezogen worden; aber wenn dem wirklich so wäre, so könnte man daraus doch nur die Anpassung der betreffenden Ameisenart an die fragliche Pflanzenspezies und nicht das umgekehrte Verhältnis

---

[1] I. p. 55. [2] p. 534. [3] I. p. 389. [4] p. 531.

[5] Nach einer gütigen Mitteilung des Herrn Prof. Emery existieren verschiedene Arten von Blattschneider-Ameisen auf den einzelnen Antillen-Inseln.

folgern. In Wirklichkeit aber ist gedachte Voraussetzung überhaupt nicht zutreffend. Allein in Nicaragua hat Belt auf *Cecropia* drei verschiedene *Azteka*-Arten angetroffen;[1]) wieviel *Cecropia* bewohnende Ameisenarten mag es demnach überhaupt geben? Auch die Ameisenakazien werden nach Belt von drei *Pseudomyrmex*-Arten verteidigt; neben diesen hausen aber nach vorläufiger Kenntnis auf denselben Pflanzen noch weitere acht (!) Ameisenarten, denen die von ersteren verlassenen Stachelwohnungen als Anlockungsmoment genügen. (Emery, Zur Biologie der Ameisen. Biolog. Zentralblatt 1891. XI. p. 165 ff.)

Ähnliches gilt für die Bewohner von Ameisenpflanzen der Alten Welt. (cf. Malesia II. p. 206—211 u. Haberlandt p. 196.) W. Burck sagt darüber folgendes: (p. 137) „Die hier (in Buitenzorg) allgemein vorkommende schwarze Ameise, die ich als Verteidiger der (angeführten) Pflanzen habe kennen lernen, macht auf *Fagraea littoralis* ihre Nester zwischen zwei aneinander gehefteten Blättern, während sie sich bei *Smilax* der speziell dazu hergerichteten [? Rg.] Scheiden bedient und sich bei *Gmelina bracteata* den Raum unter den Brakteen zunutze macht. — Dieselbe Ameise ist aber auch mit der Unterseite eines Blattes von *Piper nigrum* zufrieden, wo sie gar keine Nahrung findet, oder mit den alten Pseudobulbi einer *Orchidee*, mit den Gängen von *Myrmecodia* und *Hydnophytum*, mit auf dem Boden liegenden *Bambus*-stengeln oder Blattscheiden von *Palmen* und mit jedem möglichen Raume, der zu dem Zwecke dienlich ist.“

Um des weiteren die leichte Möglichkeit der Anpassung von Ameisen an Pflanzen, trotz Darbietung von nur geringen Vorteilen, zu belegen, möchte ich schließlich einen interessanten Fall, den E. Ule zu beobachten Gelegenheit gehabt, wiedergeben. Er sah, wie eine kleine, auf einem *Myrhinium*-Stamme hausende Ameisenart mutig die großen, nach den saftigen Blütenblättern begierigen Blattschneider, jedenfalls in der Meinung, daß ihr der Nistplatz streitig gemacht werden sollte, angriff. (Berichte d. D. bot. Ges. 1900. p. 123). Ihre Anlockung war nur durch die rissige Beschaffenheit der Rinde, die ihr eine Niststätte bot, veranlaßt; aus Dank hierfür „verteidigte“ sie den Baum gegen die Blattschneider.

Die Ergründung der interessanten Gemeinschaft zwischen Pflanzen und Ameisen wurde bisher als ein rein botanisches Problem aufgefaßt. Aber gerade hierin liegt — wenn mir ein Urteil in dieser Frage zugestanden werden sollte — die Ursache der geringen Erfolge, um nicht zu sagen der Mißerfolge. Man war stets allzusehr geneigt, die Anpassungsfähigkeit der Pflanzen an plötzlich eintretende, sie berührende Verhältnisse als erheblich hinzustellen, umgekehrt aber glaubte man diejenige von lebenden Wesen mit so achtunggebietender Begabung, wie solche den Ameisen eigen ist, übergehen zu müssen; der Instinkt die-

---

[2]) Belt, Th., p. 223.

ser findigen Tiere täuschte eben über den nur höchst schwerfällig arbeitenden Anpassungsmechanismus der Pflanze hinweg. Das unbewußte Ziel, dem diese, bei vorhandener Variationsfähigkeit, auf dem Wege der Selektion zusteuert, vermag vielleicht erst in Hunderten von mehr oder weniger langdauernden Generationen — möglicherweise — zu erreichen sein, der Ameise kann das dem Entsprechende schon in kurzen Zeitläufen gelingen, wenn sie erst sich bietende Vorteile, als Triebfeder zur Anpassung, erkannt hat. Analoge Fälle lehren das. Es liegen genügend Schilderungen von Forschungsreisenden vor, die übereinstimmend dartun, mit welch verblüffender Schnelligkeit sich die Ameisen in den Tropen Verhältnisse zunutze machen, die ihnen bis dahin absolut unbekannt waren. In die kaum entstandene Hütte des Naturforschers, in die Farm des Kolonisten dringen sie ein; nichts entgeht ihrem Spürsinn. Geradezu mit Raffiniertheit wissen sie, um zu ihrem Ziel, den Sammlungen und Vorräten, zu gelangen, jede Kluft zu überbrücken, jedes Hindernis zu beseitigen. Ihr Scharfsinn macht verdoppelte Vorsichtsmaßregeln gegen solches Treiben spielend zu Schanden, sogar ihnen zugedachtes Gift wissen sie zu erkennen und zu meiden, und was ihnen zu irgend welchen Zwecken tauglich erscheint, belegen sie mit Beschlag. Und dies alles machen diese klugen Tierchen ohne die geringste vorherige Kenntnis und Vertrautheit mit dem Gebotenen. Zeugt das von einem gering entwickelten Anpassungsvermögen? Ist es in Anbetracht dessen verwunderlich, wenn die Tiere sich Vorteile, welche die ihnen vertraute Natur darbietet, aneignen?

Ich glaube beide Fragen entschieden mit nein beantworten zu müssen und dargetan zu haben, wie sehr man bei Beurteilung der Sache den einen Faktor überschätzt, den anderen unterschätzt hat. Von den wenigen früher besprochenen Fällen abgesehen, in denen die Vermutung myrmekophiler Anpassung zunächst nicht von der Hand zu weisen, ist es mir nicht geglückt, Stützpunkte für die fragliche Theorie finden zu können. Meiner unmaßgeblichen Meinung nach gibt es wohl Pflanzenameisen[1]) in Hülle und Fülle, aber (wenigstens im strengsten Sinne des Wortes) wenig oder überhaupt keine Ameisenpflanzen.

Plantas itaque norunt formicae! Diese Worte des Mich. Gehlerus (anno 1610) stellte William Marshall einem Abschnitte seines ebenso interessanten, wie lehrreichen Buches über Leben und Treiben der Ameisen voran, und zwar dem Kapitel über die Ameisen in ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. Für Publikationen von der Tendenz der vorliegenden Abhandlung könnten diese Worte mit weit größerer Berechtigung als Motto in Anspruch genommen werden, denn in der That „verstehen sich die Ameisen auf die Pflanzen.“

---

[1]) ein zuerst von C. Emery gebrauchter Ausdruck.

Erwähnte Literatur.

Rumphius, G. E., Herbarium Amboinense. Pars VI. Lib. XI. 1750.
Gaudichaud, Ch., in Freycinet, Voyage autour du monde. Botanique. 1826.
Poeppig, E. F., Reise in Chile, Peru und auf dem Amazonenstrom. Bd. II.
Meyen, F., Die Sekretionsorgane der Pflanzen. Berlin 1837.
Caruel, Th., in Nuovo Giornale botan. ital. IV. 1872.
Belt, Th., The Naturalist in Nicaragua. 1874.
Teysman, J. E., Voyage à la nouvelle Guinée. (Annales du jardin botanique de Buitenzorg. I. 1876.)
Müller, Fritz, I. Über die Haarkissen der *Imbauba*. (Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. X. 1876.)
Derselbe, II. Die *Jmbauba* und ihre Beschützer. (Kosmos. Bd. VIII. 1880/1.)
Forbes, H. O., I. Notes from Java. (Nature. XXII. 1880.)
Derselbe, II. Wanderungen eines Naturforschers durch den Malay. Archipel. Deutsche Übersetzung. 1886.
Treub, M., I. III. Sur la *Myrmecodia echinata* Gaud. (Annales du jardin bot. de Buitenzorg. 1883.)
Derselbe, II. Nouvelles Recherches sur la *Myrmecodia* de Java. (Annales du jardin bot. de Buitenzorg. VII. 1888.)
Beccari, O., Piante ospitatrici ossia piante formicarie. (Malesia. Vol. II. 1884/5.)
Huth, E., I. Pflanzenschutz durch Ameisen. (Monatl. Mitteil. aus dem Gesamtgeb. der Naturwissensch. Berlin 1886. Heft 4—6.)
Derselbe, II. Myrmekophile und myrmekophobe Pflanzen. (Monatl. Mitteil. Berlin. 1887. Heft 11—12.)
von Wettstein, R., Über die Kompositen der österr.-ungarisch. Flora mit zuckerabscheidenden Hüllschuppen. (Sitzungsberichte der Akad. der Wissensch. Wien 1888.)
Schimper, A. W., I. Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen. 1888.
Derselbe, II. Zur Frage der Myrmekophilie von *Myrmecodia* und *Hydnophytum*. (Botan. Zeitung. 1889. Heft 31.)
Derselbe, III. Pflanzengeographie. 1898.
Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. 1889.
Schumann, K., I. Einige neue Ameisenpflanzen. (Pringsheims Bot. Jahrb. XIX. 1888.)
Derselbe, II. Ameisenpflanzen. (Gartenflora. 1902.)
Mez, C., Morphologische und anatomische Studien über die Gruppe der *Cordieae*. (Engl. Bot. Jahrb. XII. 1890.)
Burck, W., Beiträge zur Kenntnis der myrmekophilen Pflanzen und der Bedeutung der extran. Nektarien. (Annales d. j. b. d. Buitenzorg. X. 1892.)
Haberlandt, G., Botanische Tropenreise. 1893.
Möller, A., Über die Pilzgärten einiger südamerik. Ameisen. 1893.
Karsten, G., Morphol. u. biolog. Untersuchungen einiger Epiphyten-Formen der Molukken. (Annales d. j. b. d. Buitenzorg. XII. 2. 1895.)
Ule, E., Symbiose zwischen *Asclepias curassarica* u. einem Schmetterling, nebst Beitrag zu derjenigen zwischen Ameisen und *Cecropia*. (Berichte der Deutsch. bot. Gesellsch. 1897.)
Derselbe, II. Verschiedenes über den Einfluß der Tiere auf das Pflanzenleben. (Berichte der Deutsch. bot. Gesellsch. 1900.)
Derselbe, III. Versch. Beobachtungen vom Gebiet der baumbewohnenden Utricularia. (Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch. 1900.)
von Raciborsky, M., I. Biologische Mitteilungen. (Flora. 1898.)
Derselbe, II. Über myrmekophile Pflanzen. (Flora. 1900.)
Buscalioni und Huber. Eine neue Theorie der Ameisenpflanzen. (Bot. Zentralbl. 1900. Beihefte.)

Weitere Literatur über Ameisenpflanzen siehe bei Beccari, Huth II. und Schimper I. III.

Literatur über Leben und Treiben tropischer Ameisen.

Die Anführung der nachstehenden Literatur verfolgt lediglich den Zweck, die in den Schlußbemerkungen hervorgehobenen Eigenschaften der Ameisen, besonders der nicht zur Blattschneidersippe gehörenden Arten zu bestätigen; leider sind die betr. Angaben z. T. nur kurz gefaßt.

von Humboldt, A., Reisen in die Äquinoktialgegenden des neuen Kontinents 1799—1804. Deutsche Ausg. von H. Hauff. 1859. Bd. II; p. 314. III. p. 217. IV. p. 25.

Prinz von Neuwied, Maximilian, Reise nach Brasilien 1815—1817. Bd. I. q. 56. II. p. 299.

Martius und Spix, Reise in Brasilien 1817—1820. Bd. III. p. 952.

Poeppig, Reise in Chile, Peru und auf dem Amazonenstrom 1827—1832. Bd. II. p. 203, 204, 207, 238—244.

Schomburgk, R., Reisen in Britisch Guiana 1835 — 1839. Bd. II. p. 117.

Wallace, A. R., Der Malayische Archipel. Deutsche Ausg. 1869. p. 304.

Belt, Th., The naturalist in Nicaragua. 1874. Kap. II. V. X.

Wallace, A. R., Tropenwelt. Deutsche Ausgabe. 1879. p. 84, 87, 88.

Forbes, H. O., Wanderungen eines Naturforschers durch den Malayischen Archipel 1878—1883. Bd. I. p. 84, 85.

Graber, Insekten. 1879. Bd. II. p. 347.

Haeckel, E., Indische Reisebriefe 1882. p. 227, 228.

Pechuel-Lösche, Die Loango-Expedition. 1882. Bd. II. Teil III. p. 292.

Schimper, W., Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen. 1888.

Marshall, W., Leben und Treiben der Ameisen 1889. p. 71, 72.

Möller, A., Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen 1893.

Von den Steinen, K., Unter den Naturvölkern Zentral-Brasiliens. 1894. p. 34.

Vergleichende Studien über die *Salix*-Blüte.

Von

J. Velenovský, Prag.

Mit Tafel 2.

Die Abnormitäten in den Infloreszenzen und den Blüten der Gattung *Salix* sind sehr häufig, und wir finden auch über diesen Gegenstand eine ganze Literatur (vergl. z. B. die Angaben in Penzigs Teratologie). Die betreffenden literarischen Angaben sind aber leider von solcher Art, daß sie entweder wiederholt dieselbe Sache beschreiben, oder daß die selteneren Fälle von den Autoren wissenschaftlich nicht verwertet werden.

Obwohl bis heute die Zusammensetzung der *Salix*-Blüte nirgends vollständig erläutert wurde und infolge dessen die systematische Stellung der Familie der *Salicaceae* unklar bleibt, wird trotzdem das teratologische Material von keinem Autor zu diesem Zwecke ausgenützt. Eichler, der geniale Vater der modernen Morphologie, hat diese Frage (Blütendiagr. S. 45—49) trefflich behandelt, aber wie es scheint, war auch ihm aus der ganzen teratologischen *Salix*-Literatur keine Tatsache bekannt, welche imstande wäre, das reduzierte Diagramm der Gattung *Salix* und *Populus* zu ergänzen. Trotzdem hat er nur auf Grundlage der Vergleichung der normalen Verhältnisse die *Salicaceen* richtig in die nächste Verwandtschaft der *Juglandaceen* und *Myricaceen* gestellt.

Die androgynen Infloreszenzen der *Salix*-Arten sind häufig; ebensosehr verbreitet ist die Umbildung des Fruchtknotens in Staubgefäße oder umgekehrt. Solche Fälle habe ich selbst mehrfach beobachtet und auch schon vor 16 Jahren in der Zeitschrift „Vesmír“ beschrieben. Aus diesen Mißbildungen wollte man auch schließend, (Bail, Seemen), daß die Karpelle und die Staubgefäße gleichwertig sind, in der Weise, daß die Antheren in der männlichen Blüte die Karpelle der weiblichen Blüte vertreten und umgekehrt. Auf die Unrichtigkeit dieser Anschauung hat schon Eichler (l. c.) hingewiesen, und die tatsächlich hermaphroditen Blüten der Gattung *Salix* widerlegen diese Deutung am besten

Hermaphrodite Blüten mit normal entwickelten Antheren, Fruchtknoten und allen übrigen Blütenteilen sind recht selten. Sie wurden bisher von Schlotthauber, Eichelbaum und am besten von Heinricher beschrieben. Ich selbst habe dieselben an *Salix aurita* voriges Jahr bei Ricany beobachtet. Sie befanden sich in den androgynen Infloreszenzen, welche aber gane normal entwickelte männliche und weibliche Blüten trugen. Ja auf demselben Zweige waren rein weibliche und rein männliche Infloreszenzen von normaler Form entwickelt. Die beiden Staubgefäße (Fig. 1, 2) stehen transversal wie die beiden Karpelle — also in nicht gesetzmäßiger Alternation. Der Fruchtknoten, die mediane Drüse und die Deckbraktee sind normal vorhanden, so daß man an eine monströse Umbildung einzelner Blütenteile nicht denken kann, welcher Umstand daher für die Deutung dieser hermaphroditen Blüte von der größten Wichtigkeit ist.

Dieser Fall bestätigt dahes die Vermutung Eichlers, daß die *Salix*-Blüte in ihren beiden Geschlechtern nur degenerierte Formen einer Zwitterblüte darstellen. Es kann demnach keineswegs die Umbildung der Karpelle zu Antheren so aufgefaßt werden, daß die Antheren der männlichen Blüte die Karpelle der weiblichen Blüte vertreten.

In den letzten Ferien fand ich bei Zbirov zahlreiche Sträucher von *Salix aurita,* welche im August in voller Blüte standen. Diese Erscheinung ist wohl nichts Neues, sie wurde schon mehrmals beschrieben, und ich selbst fand ähnlich blühende Bäume von *Salix fragilis* vor vier Jahren bei Wittingau. In solchen Fällen stehen die Kätzchen terminal an verlängerten blattragenden diesjährigen Zweigen. Die jungen Kätzchen, die in den Blattachseln schon im Herbst angelegt sind, waren aber nirgends entwickelt.

Die blühenden Kätzchen waren stellenweise mehr oder weniger stark vergrünt. In solchen Fällen war regelmäßig die Infloreszenzachse beträchtlich verlängert, die Blüten standen mehr entfernt, die Brakteen waren grün, laubartig und nicht selten auch mit zwei Nebenblättern versehen (Fig. 3). Der Fruchtknoten war länger gestielt, etwas größer, aber nirgends in zwei Laubblätter entfaltet.

Die männlichen Blüten zeigten allerlei Variationen in der Anzahl der Staubgefäße. Man fand zwei normale Staubgefäße, aber auch 3, 4, 5. Die Vermehrung der Stamina geschah deutlich durch die wiederholte Dedoublierung der einzeln dastehenden Staubgefäße. Die Vermehrung der Stamina in den abnormalen *Salix*-Blüten wurde schon unzähligemal von verschiedenen Beobachtern festgestellt, und es steht auch diese Erscheinung im Einklang mit den normalen Blüten einzelner *Salix*-Arten, wo wir ebenfalls alle Zahlen von 2 bis 5 und mehr antreffen. Ich sehe darin eine offenbare Neigung der männlichen *Salix*-Blüte zur Entwicklung einer polyantherischen Blüte, welche bei den verwandten *Juglandaceen* und bei der Gattung *Populus* vorkommt.

Die bereits beschriebenen Augustblüten von *Salix aurita* wiesen übrigens in den Fruchtknoten und den Staubgefäßen nichts Interessantes.

Ein Umstand jedoch war mir sofort auffallend und ist derselbe eben eine Erscheinung, von welcher ich nirgends in der *Salix*-Literatur eine Erwähnung finde. Überall, in den weiblichen sowie in den männlichen Blüten, waren die Blütendrüsen umgestaltet. In wenig vergrünten Blüten war die normale mediane Drüse regelmäßig in zwei Teile gespalten, welche sich allmählich in die transversale Stellung verschoben. In diesem Stadium war die Drüse, besonders am Grunde, verbreitert, so daß sie sich allmählich in stark vergrünten Blüten in zwei lang-lanzettliche flache Deckschuppen verwandelte.

In allen Blüten, welche ich an unzähligen Infloreszenzen untersucht habe, fand ich diese Teilung der medianen Drüse. Ich beobachtete sie auch an allen männlichen Blüten. Es kann daher kein bedeutungsloser Zufall sein und wir sind demnach berechtigt, diese sonderbare Erscheinung für einen Rückschlag zu halten, welcher uns die ehemalige Zusammensetzung der *Salix*-Blüte ergänzt und erklärt.

Wenn wir die Form der Drüse in der normalen *Salix*-Blüte genau betrachten, so finden wir bald, daß sie nicht genau rundlich oder elliptisch (in der Projektion) ist, sondern daß sie vielmehr in der Projektion quer verlängert und nicht selten in der Mitte eingeschnürt ist (vergl. Fig. 6). Diese Form weist schon auf die allmähliche Teilung dieser Drüse in unsern Zbirover *Salix*-Blüten hin (Fig. 8—10). Bei einigen *Salix*-Arten kommt bekanntlich auch eine zweite Drüse in der Mediane vor, welche hinter die Braktee zu stehen kommt *(S. pentandra)*. Diese Drüse beobachtete ich auch an unserem Zbirover Material, und zwar gewöhnlich an männlichen Blüten (Fig. 9, 10). Diese Drüse hatte aber eine andere Form, als die adossierte normale Drüse; sie war in der Projektion etwa dreieckig und in dieser Weise entwickelt auch dann, wenn sich die adossierte Drüse in zwei Schuppen geteilt hat (Fig. 10). In stark vergrünten Blüten erhielt sie ebenfalls eine schuppenartige Form, teilte sich aber nie.

Aus der Umbildung und Umstellung der Drüsen in den *Salix*-Blüten von Zbirov ist es klar, daß sie keine bedeutungslose Emergenzen sind, sondern daß sie vielmehr reduzierten Phyllomen entsprechen und vielleicht das Perigon der *Salix*-Blüte darstellen. Schon Eichler (l. c.) hat in diesen Drüsen mehr als Emergenzen gesehen, indem er bemerkt: „Die meisten Autoren erkennen denselben (d. h. den Drüsen der *Salicaceen*-Blüten) nur einen akzessorischen Charakter, den von Emergenzen zu: einige aber, namentlich Hartig, erklären sie für ein rudimentäres Perigon, unter Berufung auf die Verwandtschaft der *Salicineen* mit den *Betulaceen* und *Corylaceen*. In der Tat kommen dort, wie wir sahen, sehr rudimentäre Perigonformen vor; anderseits kostet es einen Zwang, das Becherchen von *Populus*

für eine bloße Emergenz zu halten, und zwischen diesem und den einzelnen Drüsen von *Salix* bestehen alle Übergänge."

Diese Vermutung Eichlers wird nun durch unsere abnormen *Salix*-Blüten prächtig bestätigt. Wir sehen, daß die adossierte Drüse aus zwei Schuppen verwachsen ist, welche ursprünglich transversal gestellt waren. Ihre Lage (Fig. 8) ist aber von solcher Art, daß sie weder die Stamina noch die Karpelle abwechseln, sondern dieselben decken. Vergleichen wir aber das Diagramm der männlichen Blüte von *Juglans regia* oder von *Myrica cerifera* (Fig. 12, 14 nach Eichler), so finden wir leicht die Erklärung zu dieser Stellung. Die zwei transversalen Schuppen sind die Vorblätter α, β bei *Juglans* und *Myrica* und die dritte p entspricht einem der Perigonblättchen, welche bald nur in einer, bald in zwei bis drei winzigen Schüppchen entwickelt vorkommen.

Aus diesem Sachverhalt folgt offenbar, daß die adossierte Drüse in den normalen *Salix*-Blüten eine andere Deutung hat, als die andere Drüse hinter der Deckbraktee, obwohl beide ähnlich drüsenartig umgebildet sind. Dies braucht uns aber nicht zu befremden, wenn wir bedenken, daß alle fünf Schuppen in der männlichen Blüte von *Juglans* gleich gestaltet sind und ein scheinbar einfaches Perigon darstellen, obwohl von denselben zwei den Vorblättern, und drei dem Perigon angehören. Auch den Becher von *Populus* möchte man nicht blos für ein Perigon halten, sondern für ein Perigon und die zwei Vorblätter α, β.

Das entwickelte Perigonblättchen p (Fig. 9, 10) ist gewiß nur ein Überbleibsel des mehrzähligen Perigons, so daß man zu demselben noch eins bis drei andere Perigonblättchen im selben Kreise ergänzen muß. Wenn wir die Blüte von *Populus*, von *Myrica* und von verschiedenen *Juglandaceen* vergleichen, so erkennen wir bald, daß der ursprüngliche Plan der Blüte dieser Verwandtschaft zahlreiche Stamina und mehrzählige Perigonblättchen aufweist. Auch die abnormen männlichen *Salix*-Blüten und einige *Salix*-Arten enthalten mehrzählige Stamina. Erst durch die Reduktion vermindert sich die Anzahl der Perigonblättchen und der Stamina. In den männlichen Blüten von *Myrica* verschwinden die Perigonblättchen spurlos, ebenso bei der Gattung *Carya*. Ähnlich vermindert sich die Anzahl der Stamina bei der Gattung *Carya* auf 2, 4, bei *Myrica* auf vier. Dasselbe geschieht in den Blüten von *Salix*. Bei allen genannten Gattungen beobachten wir die Neigung zur Dimerie, welche im Plane schon im dimerischen normalen Fruchtknoten gegeben ist.

Und in der Tat rekonstruiert Eichler seine zwitterige Blüte von *Myrica* (l. c. S. 41) nach der Zahl 2 in allen Kreisen. Wenn wir unsere abnormen *Salix*-Blüten von Zbirov und die zwitterige Blüte von Řičany vergleichen und aus denselben eine vollständige zwitterige *Salix*-Blüte rekonstruieren, so erhalten wir das Diagramm Fig. 11.

Die zwei Staubgefäße der hermaphroditen Blüte (Fig. 1) müssen durch einen dimerischen [unterdrückten] alternierenden Staminalkreis ergänzt werden.

Die Lage der Karpelle bei den *Salicaceen* ist durchweg transversal, bei den *Myricaceen* durchweg median, bei den *Juglandaceen* bald median, bald transversal. Wir sehen daher, daß dieses Merkmal in dieser Verwandtschaft nicht konstant ist.

Interessant ist es auch, daß die Frucht der vielen *Juglandaceen* sich am Karpellrücken spaltet (z. B. *Juglans regia*) — also ganz ähnlich wie bei den *Salicaceen*.

Aus allen diesen Vergleichungen können wir mit Recht schließen, daß die *Salicaceen* am nächsten mit den Familien *Juglandaceae* und *Myricaceae* verwandt sind.

Der Umstand, daß die *Juglandaceen* einen unterständigen Fruchtknoten haben, ist nicht so wichtig, weil die *Myricaceen* einen Übergang dazu vermitteln. Mit den *Tamariscineen* haben die *Salicaceen* gar nichts zu tun, wie es schon Pax (in Englers Pflanzenfam.) richtig bemerkt.

In unserem theoretischen Diagramme nehmen wir vier Stamina in zwei Kreisen an, von welchen bei den meisten *Salix*-Arten nur zwei aus dem äußern Kreise entwickelt vorkommen. Wenn bei einigen Arten 3, 4, 5 oder mehr Antheren vorkommen, so müssen wir annehmen, daß die zwei Antheren des äußern Kreises sich dedoubliert, oder daß sich auch die medianen Antheren entwickelt (und vielleicht auch diese dedoubliert) haben.

Auch von den Perigonblättchen nehmen wir auf unserm Diagramme nur die zwei medianen, obwohl sie auch in größerer Anzahl in einem Kreise nach dem Beispiele der *Juglandaceen* vorkommen mögen. Aber auch in dieser Familie sowie bei den *Myricaceen* vermindert sich die Anzahl der Perigonblättchen regelmäßig auf zwei.

Die transversalen Blättchen α, β können keinesfalls dem Perigone zugerechnet werden, weil wir gesehen haben, daß sich diese Blättchen in dem Umgestaltungsprozesse anders verhalten als das mediane Blättchen. Es ist wohl auch bekannt, daß diese transversalen Vorblättchen allzu häufig sich gegen das Deckblatt oder gegen die Achse verschieben und sogar in der Mediane vor der Mutterachse verwachsen, ganz ähnlich, wie es in unserm Falle geschieht.

Aus diesen Ursachen glaube ich daher, daß unser restauriertes Diagramm am wahrscheinlichsten ist und der ursprünglichen Form am besten entspricht.

Heinricher hat auch eine zwitterige Blüte beschrieben (Sitzungsber. der kais. Akademie, Wien, 1883, Abt. I.); zu bedauern ist es, daß er nur eine einzige Blüte zur Verfügung hatte. Er hat auf dem Diagramme zwar auch zwei seitenständige Staubgefäße angedeutet, die Karpelle hat er aber in die Mediane gestellt, ohne dies näher zu erläutern und etwas darüber zu bemerken, so daß ich fürchten muß, ob diese Karpellenlage richtig untersucht wurde. Bei allen *Salicaceen* ist die

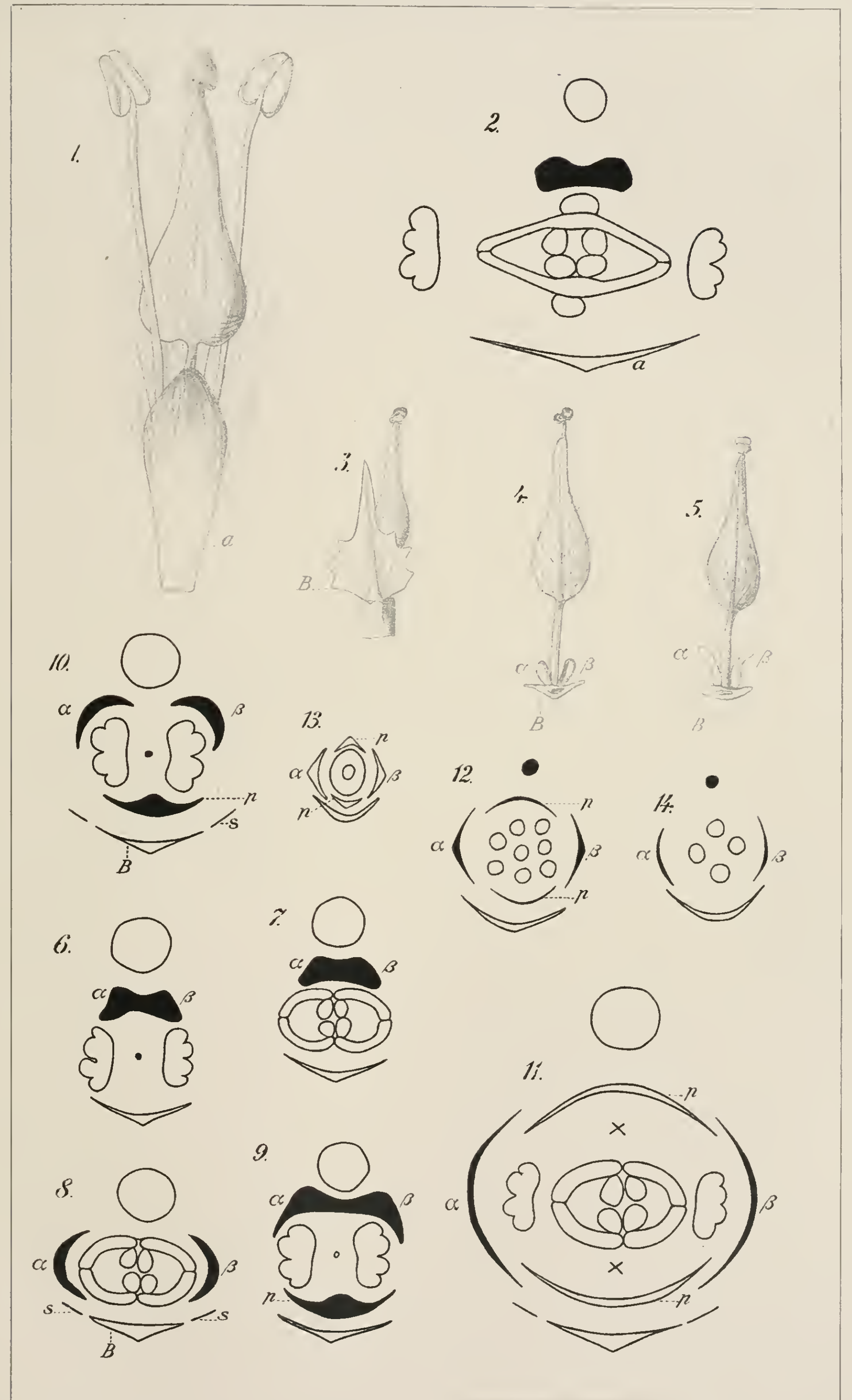
Karpellenlage konstant transversal und in allen meinen zahlreichen untersuchten zwitterigen Blüten (Fig. 1) war sie transversal, ja auch auf allen abnormen Blüten von Zbirov, wo die zwei Blättchen α, β transversal fallen (Fig. 10), stehen sie transversal.

Seemen (Öst. Bot. Zeitschr. 1895) hat zahlreiche abnormale Fälle beschrieben und abgebildet, wo statt zwei auch 3 Karpelle in der weiblichen Blüte entwickelt vorkommen. Von diesen drei Kapellen löst sich auch das dritte Karpell frei ab, indem es sich nicht selten in ein Staubgefäß umwandelt. Solche Blütenformen sind wohl nicht als zwitterige Blüten anzusehen, weil es derselbe Fall ist, wie es schon früher bei dem normalen dimerischen Fruchtknoten erwähnt wurde, wo nämlich ein Karpell in ein Staubgefäß und umgekehrt sich umbildet.

Dreizählige Fruchtknoten in den *Salix*-Blüten sind ebenfalls keine Seltenheit, sie kommen ja auch in ganz normalen Blütenkätzchen vor. Auch bei den *Juglandaceen* (z. B. *Juglans regia*) sind dreizählige Fruchtknoten abnormer Weise nicht selten entwickelt.

Erklärung der Tafel.

Fig. 1. Eine zwitterige Blüte von *Salix aurita*; a) die Deckbraktee.
Fig. 2. Diagramm zur vorhergehenden Blüte; die Karpelle stehen transversal.
Fig. 3. Eine weibliche, stark vergrünte Blüte von *Salix aurita*, welche im August aufgeblüt ist; B) die verlaubte Deckbraktee.
Fig. 4. Eine ähnliche Blüte, in welcher sich die Blütendrüse in zwei transversale Blättchen α, β spaltet.
Fig. 5. Derselbe Fall, nur die Blättchen α, β noch mehr flach entwickelt.
Fig. 6. Diagramm einer normalen männlichen Blüte von *Salix aurita*; α, β die Dorsaldrüse in ihrer normalen Projektion.
Fig. 7. Dasselbe, aber von einer weiblichen Blüte.
Fig. 8. Diagramm einer vergrünten weiblichen Blüte mit verlaubter Deckbraktee B, welche auch Nebenblätter *s* trägt. Die adossierte Blütendrüse ist in zwei transversale Blättchen α, β gespalten.
Fig. 9. Diagramm einer männlichen Blüte, in welcher sich die adossierte Drüse allmählich in zwei Blättchen α, β teilt, in der Mediane hinter der Deckbraktee steht noch eine einfache Drüse *p*.
Fig. 10. Diagramm einer noch mehr vergrünten männlichen Blüte, in welcher die adossierte Drüse (α, β) schon gespalten ist.
Fig. 11. Theoretisch vorausgesetztes vollständiges Diagramm einer zwitterigen *Salix*-Blüte. Die Bezeichnungen entsprechen allen vorhergehenden Abbildungen.
Fig. 12. Diagramm einer männlichen Blüte von *Juglans regia*: *p*) die medianen Perigonblättchen (nach Eichler).
Fig. 13. Diagramm einer weiblichen Blüte von *Myrica cerifera* (nach Eichler).
Fig. 14. Diagramm einer männlichen Blüte von *Myrica cerifera* (nach Eichler.)



J. Velenovsky' gez. Verlag von **Gustav Fischer**, Jena. P. Weise, Lith., Jena.



Die Grundlagen des Hallierschen Angiospermensystems.

Eine phylogenetische Studie

von

G. Senn,
Privatdozent der Botanik in Basel.

Es mag auffallend erscheinen, daß ich mich an eine Frage heranwage, die endgültig wohl nur von ganz gewiegten Phanerogamensystematikern gelöst werden kann. Aber durch die Aufgabe, über Systematik der Blütenpflanzen zu lesen, wurde ich veranlaßt, mich mit der Literatur dieses Gebietes eingehender zu beschäftigen.

Eine erste Bearbeitung des Vortragsstoffes, bei der ich in der Anordnung der neuen, von Moebius besorgten deutschen Ausgabe von Warmings Handbuch der systematischen Botanik (1902) folgte, befriedigte mich so wenig, daß ich mich nach etwas Besserem umsah. Ich glaube, dies in der Arbeit Halliers (1901) gefunden zu haben.

Seine Publikation scheint allerdings nicht von Erfolg gekrönt worden zu sein; wenigstens fand ich sie in der bisherigen systematischen Literatur kaum erwähnt (günstig allein durch Moebius im Vorworte zu Warmings Handbuch), oder ablehnend behandelt. Besonders auffallend ist die Beurteilung, welche Hallier von Leisering im Just'schen Jahresbericht von 1901 zuteil wird. Als besonderen Mangel stellt dieser Referent das Faktum hin, daß sich Hallier „einzig und allein auf bereits bekannte Tatsachen" beschränkt, und daß „irgend welche neue Beobachtungen und Untersuchungen überhaupt nicht oder nur spärlich vorhanden" sind (pag. 291). Ich glaube, daß dieser angebliche Nachteil eher ein Vorteil der Arbeit ist. Das systematische Material hat sich so sehr angehäuft, daß man danach streben muß, dasselbe nach neuen Gesichtspunkten zusammenzustellen und daraus die möglichen Schlüsse zu ziehen.

Dies zu tun, hat nun Hallier versucht, und zwar, nach meiner Überzeugung wenigstens, mit Glück.

Die Mißachtung, welche seine Arbeit erfahren hat, scheint nicht zuletzt durch ihre Form verursacht worden zu sein. Denn es ist keine Kleinigkeit, sich durch die ersten 66 Seiten der fast jeglicher äußeren Gliederung entbehrenden Schrift durchzuarbeiten. Hat man es aber einmal getan, so wird man sich für die Mühe wohl belohnt finden, zum mindesten durch die vielen Anregungen, die man empfängt. Allerdings sind seine Ideen nicht neu, sondern stimmen mit den von Naegeli (1884) in seiner mechanisch-physiologischen Theorie der Abstammungslehre niedergelegten ziemlich überein. Da aber Engler (1892) Naegeli in verschiedenen Punkten widersprochen hat, ist es notwendig, diese Ideen neuerdings auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen.

Außerdem hat Engler in dieser Publikation die Hoffnung förmlich aufgegeben, daß man es jemals zu einer streng phylogenetischen Anordnung bringen werde, da sich die einzelnen Organe derselben Blüte verschieden stark differenziert haben und die palaeontologischen Funde so spärlich sind, daß eine annähernd richtige, relative Altersbestimmung nicht möglich sei. Engler beschränkt sich deshalb darauf, im System die Stufenfolgen der Entwicklung wiederzugeben. Als Notbehelf ist dieses Verfahren sehr brauchbar, jedoch ist man hoffentlich nicht immer dazu verurteilt, bei einem Provisorium stehen zu bleiben. Wir müssen trachten, dasselbe durch etwas Dauerhaftes zu ersetzen, und das hat Hallier mit besonders weitgehender Zuhilfenahme der anatomischen Eigenschaften versucht. Es wäre daher für die Entwicklung der botanischen Systematik von Nachteil, wenn dieses System nicht eingehend geprüft würde.

Ich habe seinerzeit (1902) bei der Besprechung des neuen Van Tieghemschen Pflanzensystems (1901) geäußert, daß ein neues System nur dann auf allgemeinere Anerkennung rechnen dürfe, wenn man vorher die Prinzipien, auf denen es beruht, streng logisch ableitet, und auf ihre Richtigkeit hin prüft, sodaß das darauf basierende System mit diesen Prinzipien steht oder fällt. Engler bestreitet allerdings die Möglichkeit, daß man, nach einigen Prinzipien klassifizierend, zu einem natürlichen Systeme kommen könne. In gewisser Hinsicht ist das richtig, indem man in jedem einzelnen Falle sorgfältig erwägen muß, wie die verschiedenen Eigenschaften zu werten sind. Aber die Hauptlinien können, wenn man sich über einige Voraussetzungen geeinigt hat, trotzdem festgestellt werden, und die Hauptlinien gerade haben den bisherigen Systemen gefehlt.

Ob die von Hallier vertretenen Prinzipien zu einem natürlichen System führen, muß an letzterem selbst geprüft werden. Daß sie aber an und für sich mit unsern phylogenetischen Anschauungen übereinstimmen, glaube ich im folgenden nachweisen zu können.

I. Das Auftreten neuer Baupläne im Pflanzenreich.

Bevor wir darangehen, das relative Alter der verschiedenen Eigenschaften der Pflanzen zu bestimmen, müssen wir uns klar zu machen suchen, auf welche Weise neue Typen, neue Baupläne im Organismenreiche auftreten.

Jedenfalls muß die Organisation solcher Formen den bisherigen gegenüber in irgend welcher Weise überlegen, oder imstande sein, bestimmte äußere Verhältnisse vorteilhafter auszunutzen, als es die bisher vorhandenen Formen vermochten. Man erlaube mir, hier ein besonders drastisches Beispiel aus der Zoologie anzuführen. Nachdem es der Natur, wenn ich so sagen darf, gelungen war, das Flugproblem durch Ausbildung von Federn in vollkommenerer Weise zu lösen, als vorher durch Hautsäume, da war ein weites Feld eröffnet, auf welchem sich alle möglichen befiederten Geschöpfe herumtummeln und spezialisieren konnten. Relativ rasch entwickelten sich die Vögel zu gewaltigem Formenreichtum, welcher der Systematik fast eben so große Schwierigkeiten bereitet, wie die ungefähr gleich alte Gruppe der Angiospermen unter den Pflanzen.

Was an diesem zoologischen Beispiel gezeigt wurde, läßt sich auch an pflanzlichen Organismen leicht konstatieren. Das besondere, das eine so gewaltige Entwicklung der *Lycopodinen* und ***Farne*** im Palaeozoicum erklärlich macht, ist offenbar der Übergang größerer Sporenpflanzen vom Wasser- zum Luftleben. Wenn wir uns fragen, was die **Gymnospermen** befähigt habe, im Karbon mit den bisher alleinherrschenden höhern Kryptogamen in erfolgreichen Wettbewerb zu treten, so lautet die Antwort zweifelsohne: durch die für das Luftleben geeignetere Struktur und die Emanzipation der geschlechtlichen Fortpflanzung von der Mithilfe flüssigen Wassers, wodurch auch in Gegenden, in welchen solches selten ist, die Befruchtung und Samenbildung ungehindert vollzogen werden kann.

Das neue Prinzip, das die Natur in der Kreidezeit anwandte, und das zu der Entfaltung der **Angiospermen** führte, ist (neben einer zweckmäßigeren Ausgestaltung der vegetativen Teile) die durch die Zweigeschlechtigkeit der Blüte ermöglichte Tierbestäubung, welche die Pflanzen von der Mithilfe der Luftströmungen emanzipierte und sie in den Stand setzte, mit Hilfe der auffallenden Perianthblätter und der Honigbildung die Pollenübertragung einem sicherern Transportmittel, den Insekten und kleinen Vögeln anzuvertrauen. Die Tierbestäubung kommt weder bei Kryptogamen noch bei Gymnospermen vor, sondern ist das spezifische der Angiospermen.

Es darf allerdings nicht übersehen werden, daß sich in ihrer Mitte zahlreiche **Windblütler** befinden. Bisher wurde die Mehrzahl derselben als alte ursprüngliche Formen an den Anfang der Dikotylen gestellt, weil sie sich in dieser Beziehung am meisten den Gymnospermen nähern. Dieser Grund ist aber

nicht stichhaltig. Wir sehen bei anerkanntermaßen hoch differenzierten Formen, wie z. B. den *Plantagineen*, die wir von den *Scrophulariaceen*, also typisch insektenblütigen Pflanzen ableiten müssen, die Windblütigkeit sekundär auftreten. Wenn damit auch nicht bewiesen ist, daß alle angiospermen Windblütler von insektenblütigen abgeleitet werden müssen, so ist wenigstens der Beweis erbracht, daß ein solcher Übergang möglich ist. Daß aber alle windblütigen Angiospermen aus insektenblütigen Pflanzen hervorgegangen sind, wird durch die häufig noch vorhandene Zwittrigkeit der angiospermen Windblüte bewiesen, welche, auch nicht in Form von Rückschlägen, bei den ursprünglichen Windblütlern, den Gymnospermen, nicht vorkommt. Auch die häufig noch vollzählig oder wenigstens andeutungsweise vorhandenen Perianthblätter sprechen für ursprüngliche Tierbestäubung.

Celakovsky (1896 pag. 13) behauptet allerdings, die Stammeltern der Gymnospermen hätten zwittrige Blüten besessen, weil die männliche Blüte von *Welwitschia* noch Spuren eines weiblichen Organes aufweise. Ich glaube allerdings auch, daß die Vorfahren von *Welwitschia*, *Gnetum* und *Ephedra* Zwitterblüten gehabt haben. Daraus kann aber nicht geschlossen werden, daß diese zwittrigen *Gnetaceen*-Vorfahren auch die Vorfahren der *Cycadeen* und *Coniferen* gewesen seien. Für eine solche Annahme fehlen jegliche Anhaltspunkte. Überhaupt halte ich eine Beweisführung mit den *Gnetaceen* für sehr bedenklich. Wenn sie überhaupt untereinander direkt verwandt sind, so deutet ihre Organisation (Blätter von *Gnetum*, Besitz echter Gefäße) auf große Verwandtschaft mit den *Dicotylen*; außerdem sind sie stark reduziert, was gerade die männliche Blüte von *Welwitschia* mit ihrem unfruchtbaren Fruchtblatt und das Fehlen von Archegonien bei *Welwitschia* und *Gnetum* beweisen. Es erscheint mir deshalb nicht unmöglich, daß sich die *Gnetaceen*, oder wenigstens *Gnetum* und *Welwitschia* irgendwo an die Dikotylen angliedern lassen.

Gegen eine Ableitung der angiospermen Windblütler von tierbestäubten Formen wird man einwerfen, daß die Entwicklung ebensogut in entgegengesetzter Richtung habe stattfinden können, daß sich also die tierbestäubten aus windblütigen Angiospermen entwickelt hätten. Dem ist entgegenzuhalten, daß die windblütigen Angiospermen in ihren Blüten eine geringe Zahl quirlig gestellter Perianthblätter besitzen, was, wie wir später sehen werden, ein sekundär erworbenes, kein ursprüngliches Merkmal ist. Auch die Form der Staubblätter, die eine deutliche Differenzierung in Filament und Konnektiv zeigt, stempelt diese Formen zu sekundär differenzierten. Wir können daher festhalten, daß sich die windblütigen Angiospermen aus den durch Tiere bestäubten Typen entwickelt haben.

Zum Rückschritt von der Tier- zur Windbestäubung haben auch wieder spezielle biologische Vorteile den Anstoß gegeben,

die wir meist noch erkennen können. Daß die alle übrigen Wiesenkräuter überragenden liliifloren Vorfahren der *Gramineen* zur Windblütigkeit übergegangen sind, ist wohl begreiflich, weil an diesem Standort der Wind als Bestäubungsmittel noch nicht ausgenutzt war, seine Dienste somit noch zur Verfügung standen. Überhaupt bilden alle windblütigen Angiospermen an ihren natürlichen Standorten große, mehr oder weniger reine Bestände, in denen die Bestäubung durch den Wind wahrscheinlich besser gesichert ist, als durch die Insekten, die unter Umständen die große Arbeit nicht bewältigen können. Es ist doch wohl nicht zufällig, daß die *Amentifloren* und *Coniferen* hauptsächlich in den insektenärmeren, extratropischen Gebieten große Bestände bilden, während die Tropenwälder eine viel größere Zahl von tierbestäubten Bäumen enthalten. (Schimper, Pflanzengeographie, 1898 pag. 307).

Um zu zeigen, daß die durch die Tiere vollzogene Bestäubung auch ursprünglicher ist als die **Selbstbestäubung** muß ich einige Voraussetzungen heranziehen, die erst in späteren Abschnitten dieser Arbeit begründet werden[1]).

Wie ich später zeige (pag. 137), muß man sich auf Grund teratologischer Befunde an verschiedenen *Coniferen* die Zwitterblüte der Angiospermen dadurch entstanden denken, daß bei ihren gymnospermen Vorfahren der Kreidezeit eine formative Eigenschaft zum Ausdruck kam, wodurch männliche Blüten an ihrem Achsenende weiblich, und weibliche an ihrer Basis männlich werden konnten. Offenbar diente der Blütenstaub dieser alten, getrennt-geschlechtlichen Gymnospermen, wie noch jetzt derjenige der Tannen und *Cycadeen*, allerlei Insekten, Käfern und Bienen als Nahrungsmittel. Wenn daher einmal in einer Blüte männliche und weibliche Organe vereinigt waren, so wurde die Chance für eine Fremdbestäubung bei der oft hervorragenden Intelligenz solcher Insekten sehr groß, da sie andere Blüten derselben Art finden, und den an ihren Haaren und Borsten klebenden Blütenstaub nolens volens zum weiblichen Fruchtblatt resp. zur Eizelle einer andern Blüte befördern mußten.

Es ist deshalb zu erwarten, daß die ältesten Angiospermenblüten sogen. Pollenblumen ohne Nektarien sind. Die *Polycarpicae*, die aus später zu erörternden Gründen als die ältesten Angiospermen aufgefaßt werden müssen, enthalten tatsächlich zahlreiche Pollenblumen. Vor allen ist die protogyne *Magnolia* zu nennen, die den gymnospermen Vorfahren der Angiospermen am nächsten steht. Außerdem erinnere ich an einige *Ranunculaceen (Clematis, Thalictrum, Anemone)*, die *Calycanthaceen* und einige der mit letzteren verwandten *Rosaceen (Rosa, Spiraea, Kerria)*, die den Insekten nur Pollen gewähren.

---

[1]) Auch Hallier hält in seiner zweiten größeren Publikation, „Beiträge zur Morphogenie" etc. 1901. pag. 44 (siehe Anhang zu dieser Arbeit!) die Selbstbestäubung mit Unrecht für ursprünglicher als die Tierbestäubung.

Je mehr mit der fortschreitenden Reduktion der Blütenglieder auch die Zahl der Staubblätter und zugleich die Menge des Pollens abnahm, umso kostbarer wurde derselbe für die Blüte. Die Insekten mußten durch Gewährung von Honig vom Pollen ferngehalten werden, damit die Bestäubung gesichert blieb. Bei den vielgliedrigen *Ranunculaceen* wurde dies durch die Ausbildung besonderer Honigblätter erreicht, während bei den wenigzähligen höher differenzierten Blumen andere Organe, die Blütenachse, der Fruchtknoten oder die Blumenkrone die Honigausscheidung übernehmen mußten. Dieselbe besteht auf der niedrigsten Stufe aus einer oberflächlichen Sekretion des Zuckers, der nur in relativ kleinen Quantitäten geleckt werden kann. Bei den höchst differenzierten Insektenblumen ist ein meist in der Form eines Spornes ausgebildetes Honigreservoir vorhanden, aus welchem nur speziell angepaßte Insekten den Honig in relativ großen Mengen schöpfen können, während die Zahl der Staubblätter auf das allernotwendigste beschränkt ist *(Orchideen, Lonicera, Centranthus)*.

Auf den Einwand, die Selbstbestäubung könne als das Einfachere mit mehr Recht als das primitive angesehen werden, während die komplizierte Tierbestäubung etwas sekundär Erworbenes sei, ist folgendes zu entgegnen.

Damit eine Selbstbestäubung (durch Herabfallen des Pollens auf die Narbe) möglich ist, müssen sich die Antheren oberhalb der Fruchtblätter resp. ihrer Narben öffnen. Das wird nur dadurch erreicht, daß die Staubblätter länger sind als die Fruchtblätter — was weder bei den zwittrigen Tannzapfen noch bei *Magnolia* der Fall ist — oder daß die Fruchtblätter in einer Höhlung der Blütenachse durch einen sekundären Prozeß eingesenkt werden. Auch die inverse Stellung der Blüte, die übrigens bei den *Cycadeen* und vielen *Coniferen*, sowie bei *Magnolia* nicht vorkommt, könnte die Kürze der Staubblätter nicht ersetzen und keine Selbstbefruchtung herbeiführen, weil die Narbe auf der Ventralseite des Fruchtblattes liegt, also von den Staubblättern abgekehrt ist. Bei den ältesten durch Mutation aus Gymnospermenblüten hervorgegangenen angiospermen Zwitterblüten hat also die Fremdbestäubung durch Tiere geherrscht, und hat sich durch unbewußte, natürliche Auslese der Tiere, speziell der Insekten, erhalten und weiter entwickelt.

Mit dieser Auffassung stimmt auch die Rolle überein, welche die Selbstbestäubung in der Pflanzenwelt spielt. Sie tritt oft erst ein, ja wird in vielen Blüten überhaupt erst möglich, wenn die Insektenbestäubung ausgeblieben ist, entsteht also auch in der ontogenetischen Entwicklung als das Spätere, das Sekundäre, und zwar in den verschiedensten Gruppen der Angiospermen, wie wir dies auch für die Windbestäubung festgestellt haben. Gerade auch die Schädlichkeit der Selbstbestäubung, die z. B. bei einigen *Orchideen* nachgewiesen ist, wäre sehr auffällig, wenn

sich deren Vorfahren durchgehends der Selbstbestäubung bedient hätten.

II. Die systematische Wertung der einzelnen Teile einer angiospermen Pflanze.

Nachdem wir festgestellt haben, daß sich die Angiospermen hauptsächlich durch die Tierbestäubung von den Gymnospermen unterscheiden, müssen wir erwägen, was die einzelnen Teile der angiospermen Pflanze für die systematische Gruppierung für einen Wert haben. Ein Blick in die Geschichte der botanischen Systematik zeigt uns, daß schon alle möglichen Organe für systematisch wichtig gehalten wurden, auf Grund derer dann mehr oder weniger künstliche Systeme aufgebaut wurden. Ich erinnere nur an das Linnésche, welches sich auf die Ausbildung des Androeceum und an das neueste van Tieghemsche (1901), das sich auf das Gynaeceum stützt. Jedenfalls darf man sich nicht, wie die genannten Forscher, lediglich an ein Organ halten, auch nicht ausschließlich an die Blüte und ihr Diagramm, wie das die neueren Systematiker hauptsächlich taten. Es müssen vielmehr alle Eigenschaften in Betracht gezogen werden. Hallier kommt diesem Postulat in der weitgehendsten Weise nach; er sagt selbst (pag. 3):

„Neben vergleichender Morphologie sind auch die Forschungsergebnisse der vergleichenden Anatomie, Phytochemie, Physiologie, Biologie und Ontogenie sowie ferner die Pflanzengeographie, die Paläophytologie, die physikalischen Verhältnisse von Boden, Luft, Licht und Wärme, die Beziehungen zur anorganischen Natur überhaupt sowie auch zur umgebenden Pflanzen- und Tierwelt, zum Klima und zum Wechsel der Jahreszeiten möglichst für die Systematik nutzbar zu machen."

Daraus geht hervor, daß sein System, welches auf so breiter Basis ruht, nicht künstlich ist. Wir können darum auch auf eine Diskussion des systematischen Wertes der von Hallier für die Feststellung der speziellen Verwandtschaftsverhältnisse benutzten Merkmale verzichten. Dagegen vermisse ich in seiner Abhandlung den Beweis, das diejenigen Eigenschaften, welche er als charakteristisch für alte Typen bezeichnet, wirklich phylogenetisch alt sind. Der Mangel dieses Nachweises bildet die Schwäche seiner Darstellung. Denn damit die schon früher versuchte (de Candolle, Baillon), aber wieder aufgegebene Ableitung der Angiospermen von den *Polycarpicae* Aussicht auf allgemeine Annahme habe, muß der Beweis für das hohe Alter dieser Gruppe unabhängig vom System selbst erbracht werden, was mit Hilfe von Erwägungen über die phylogenetische Entwicklung der Angiospermenblüte möglich ist.

1. Das relative Alter der Eigenschaften fertiler Teile.

Die Haupteigenschaften, welche nach Hallier (1901) die *Polycarpicae* als älteste Angiospermenordnung erscheinen lassen,

sind in erster Linie die bedeutende Länge der Blütenachse und die vielfach noch schraubige (azyklische) Anordnung der in großer Zahl vorhandenen (pag. 88), unverwachsenen (pag. 8) Blütenblätter. Daß diese Charaktere wirklich nur ursprünglichen Formen eigen sein können, geht aus der ganzen Entstehungsgeschichte des Organs hervor, das man als Blüte bezeichnet.

a) **Die Entstehung der zwittrigen Angiospermenblüte.** Die Blüte wird allgemein als eine Sproßspitze definiert, welche die Sporophylle trägt, und mit der Ausbildung derselben ihr Wachstum abschließt.

Die ursprünglichste Form einer solchen Blüte tritt uns schon bei den *Equiseten* und *Lycopodinen* entgegen: sie ist auch noch bei den *Cycadeen* in fast unveränderter Ausbildung vorhanden. Überall stehen die unter sich freien Sporophylle in großer Zahl auf einer relativ langen Achse, in schraubiger Anordnung, männliche und weibliche immer auf verschiedenen Achsen, was für die Windbestäubung nur von Nutzen sein kann.

Sobald aber die Blüten zur Tierbestäubung übergingen, war die Vereinigung beider Geschlechter auf einer Achse geboten. Außerdem mußten die Sporophylle ihre Geschlechtsorgane, wenigstens die männlichen, so offen tragen, daß ihre Produkte leicht abgestreift werden konnten. Nach Verwirklichung dieses Postulates mußte aber wieder für den nötigen Schutz dieser zarten, nunmehr offen daliegenden Organe gesorgt werden. Die Samenanlagen schützten sich (wohl hauptsächlich gegen Insecktenfraß) durch Verwachsung der weiblichen Sporophylle, wodurch die Pflanze angiosperm wurde; die männlichen Organe bedurften aber einer loseren Hülle, welche sie in der Jugend vollständig einschließt, bei ihrer Reife aber das Freiwerden des Pollens ermöglicht.

Diesen beiden Postulaten, der Vereinigung beider Geschlechter auf derselben Achse und der Bildung einer Blütenhülle, konnte auf verschiedene Weise entsprochen werden. Es wäre denkbar, daß sich die Angiospermen aus einem Gymnospermen- resp. Kryptogamenzweig entwickelt hätten, welcher bereits zwittrige Blüten besaß, ähnlich wie die heterosporen *Equiseten* und *Lycopodinen*. Bei diesen stehen aber die weiblichen Sporophylle durchgehends an der Basis, die männlichen an der Spitze des Blütensprosses. Kryptogamen, bei welchen die umgekehrte, den Blütenverhältnissen der Angiospermen entsprechende Anordnung vorkommt, sind meines Wissens bisher nicht bekannt geworden. Die Annahme einer genau parallelen Entwicklung eines Gymnospermenzweiges mit Zwitterblüten neben dem Hauptzweig der eingeschlechtigen Gymnospermen stände also auf keiner realen Basis.

Dagegen bilden bekanntlich die Angiospermen in der Ausbildung der Geschlechtsorgane eine so direkte Fortsetzung der Gymnospermen, daß man gezwungen ist, eine uns allerdings nicht bekannte Gymnospermengruppe als Vorfahren der Angiospermen aufzufassen.

Es muß nun also entschieden werden, auf welche Weise die zwitterige Angiospermenblüte aus der eingeschlechtigen der Gymnospermen (exl. *Gnetaceen*) hervorgegangen ist. Die Ansicht Celakowskys, wonach die Gymnospermen insgesamt Zwitterblüten besessen hätten, haben wir schon (p. 132) als unbegründet abgewiesen.

Über die Art, wie die Gymnospermenblüte zwitterig geworden ist, können uns teratologische Vorkommnisse bei den Gymnospermen Fingerzeige geben, wenigstens, wenn dieselben auch sonstige Beziehungen zu den Angiospermenblüten zeigen. Und das ist tatsächlich der Fall.

Die oft beobachteten Zwitterblüten von *Coniferen* (Penzig 1894 pag. 490 ff., Goebel 1898 pag. 653) weisen ausnahmslos dieselbe terminale Stellung der weiblichen Sporophylle auf, wie sie bei den Angiospermen allgemein ist, bei den Kryptogamen aber nicht vorkommt. Fassen wir nun mit Delpino die *Coniferen*-Zapfen, wie die männlichen Blüten, als wirkliche Blüten, nicht als Blütenstände auf, so müssen wir solche *Coniferen*-Zwitterblüten als den Ausdruck der Fähigkeit der *Coniferen*, respektive der Gymnospermen auffassen, unter uns unbekannten Verhältnissen Zwitterblüten zu bilden, eine Fähigkeit, welche höchst wahrscheinlich in der Kreidezeit zur Bildung der angiospermen Zwitterblüte geführt hat.

Diese zwitterigen *Coniferen*-Blüten beweisen, daß die eingeschlechtigen durch Umbildung der Sporophylle zwitterig werden konnten, und es nicht etwa dadurch geworden sind, daß z. B. die vegetativen Blätter an der Basis einer weiblichen Blüte als männliche Sporophylle ausgebildet wurden, eine Möglichkeit, welche auch, allerdings nur durch eine einzige teratologische Beobachtung (Penzig 1894 pag. 490) gestützt werden könnte.

Ob nun bei der Entstehung der zwitterigen Angiospermenblüte ursprünglich männliche Gymnospermenblüten an der Spitze weiblich, oder weibliche Blüten an der Basis männlich wurden, diese Frage ist schwer zu entscheiden, da die teratologische Literatur für beiderlei Möglichkeiten Belege liefert. Im Grunde ist diese Frage für die Entwicklungsgeschichte nicht von großer Bedeutung, da auf beide Arten normale Zwitterblüten entstehen, deren Sporophylle genau so ausgebildet sind, wie in den eingeschlechtigen Blüten.

Aber die Tatsache, daß die männlichen *Coniferen*-Blüten immer an der Spitze weiblich und die weiblichen immer an der Basis männlich werden, beweist, daß bei diesen Zwitterbildungen nicht nur ernährungsphysiologische Ursachen ausschlaggebend sind, sondern daß scharf ausgeprägte formative Fähigkeiten vorliegen, die aus sehr verschiedenem Material immer dasselbe Organ, die Zwitterblüte mit terminal stehenden weiblichen Sporophyllen entstehen lassen.

Höchstens könnte man sich fragen, aus welchem Grunde die *Coniferen*, trotz ihrer Fähigkeit, Zwitterblüten zu bilden, nicht ebenso, wie die Vorfahren der Angiospermen insgesamt zur

Zwittrigkeit übergegangen sind. Dies muß einerseits wohl darauf zurückgeführt werden, daß sie jetzt nicht mehr, und auch in der Kreidezeit schon nicht mehr plastisch genug waren, um die andern mit der Bildung einer Zwitterblüte verbundenen Postulate (Schutz der Samenanlage und der freiliegenden Pollensäcke) zu erfüllen. Außerdem bilden sie ja in ihren fast ausschließlich extratropischen, insektenärmeren Gebieten reine Bestände, in denen die Windbestäubung die Befruchtung völlig sicher stellt.

b) **Länge der Blütenachse.** Meines Wissens wird der Besitz einer langen Blütenachse allgemein als ein altes Merkmal anerkannt, natürlich auch mit den nötigen Einschränkungen, welche sekundäre Bildungen, wie z. B. die langen Blütenachsen einer *Passiflora* als jüngere Bildung ausscheiden.

c) **Spiralige Anordnung der Blütenblätter.** Viel umstritten ist dagegen das relative Alter von Quirlstellung und spiraliger Anordnung der Blütenblätter. Während Naegeli (1884, p. 485 u. 496) die Wechselständigkeit der Blütenphyllome wie der Laubblätter als das Ursprüngliche auffaßt, macht Engler (1892, p. 4) dagegen geltend, daß zu dieser Annahme kein zwingender Grund vorliege, da z. B. auch die alten *Equisetinen* bereits quirlständige Blattstellung auf weisen.

Dagegen ist nun zu betonen, daß in Familien, die anerkanntermaßen (auch von Engler) voneinander abgeleitet werden, wie z. B. *Nymphaeaceen* — *Papaveraceen* — *Cruciferen* die alten Formen ganz oder teilweise azyklisch sind, die abgeleiteten aber immer vollständiger zyklisch werden. Dasselbe ist auch bei den *Calycanthaceen* u. *Rosaceen* der Fall, deren Verwandtschaft wohl auch außer Zweifel steht. Außerdem ist hervorzuheben, daß wir in keiner Angiospermen-Blüte eine primär lange Blütenachse finden, an welcher die einzelnen Glieder Quirlstellung zeigen, wie dies bei den *Equisetinen* der Fall ist.

Die Naegelische Ansicht, daß die zyklische Anordnung der Blütenglieder aus der azyklischen hervorgegangen sei, stimmt also viel besser mit den Tatsachen als die Annahme einer gleichzeitigen Entstehung beider Baupläne, wie sie Engler annimmt.

d) **Vielzähligkeit der Blüte.** Hand in Hand mit einer langen Achse und dem azyklischen Bau der Blüte geht die Vielzähligkeit. Naegeli (1884, p. 482) hat die Ursprünglichkeit der vielzähligen Blüten in folgendem Satz ausgesprochen:

„Alle phylogenetische Entwickelung geht von dem Undifferenzierten, Unbestimmten und der Zahl nach Mehrfachem aus“. Auch in diesem Punkte hat ihm Engler (1892, p. 5) widersprochen, indem nicht die Vielzähligkeit an und für sich für höheres Alter spreche, sondern die unbestimmte Zahl der Glieder und Quirle, während Fixierung der Zahl, nicht geringe Anzahl, auf jüngeres Alter hinweise.

Bei dem umfassenden Wissen der beiden Gegner liegt der Gedanke nahe, daß beide Richtiges vertreten, daß aber das Richtige in der glücklichen Vereinigung der scheinbaren Gegensätze liege. In der Tat sind beide Ansichten einander nicht so diametral entgegen gesetzt, wie dies auf den ersten Blick erscheint. Naegeli hatte bei der Aufstellung seiner Theorie die extremen Fälle im Auge, etwa die *Nymphaea*-Blüte, und die wenigzählige *Valeriana*-Blüte, während Engler hauptsächlich die Grenzfälle berücksichtigte, in welchen Schwankungen in der Gliederzahl vorkommen, während bei den differenzierten Formen die Zahl der Glieder und Quirle feststeht, was tatsächlich bei den weniggliedrigen Blüten der Fall ist.

Wir hätten somit zuerst große Gliederzahl mit azyklischer Anordnung, z. B. bei den *Magnoliaceen* und *Nymphaeaceen*, dann zyklische Anordnung, wobei aber die Zahl der Glieder nicht sogleich fixiert wurde, z. B. bei den *Papaveraceen*. Zuletzt wurde auch die Gliederzahl fixiert, wie z. B. bei den *Cruciferen*. Selbstverständlich darf man nicht alles unbesehen, nach den Zahlen beurteilen, sondern muß die sekundäre Vielgliedrigkeit, die z. B. in den Staubblattkreisen oft vorkommt, von der primären unterscheiden. Wir können somit den Satz aufstellen, daß konstant vielzählige Blüten als absolut alt, solche mit schwankender Glieder- und Quirlzahl als relativ alt, und solche mit kleiner, fixierter Glieder- und Quirlzahl als jung aufzufassen sind.

Somit müssen wir alle weniggliedrigen Formen als sekundär durch Reduktion entstanden auffassen. Engler hebt allerdings hervor, daß in vielen weniggliedrigen sogen. reduzierten Blüten nicht die Spur von früher vorhandenen zahlreichen Gliedern vorhanden sei. Demgegenüber macht Celakowsky (1900, p. 137) mit Recht geltend, daß das Fehlen solcher Spuren ein phylogenetisch wertloses Argument sei, und oft irre führen könne. Wenn z. B. bei den *Primulaceen* keine Gattungen mehr erhalten wären, in denen der episepale Staubblattkreis wenigstens durch Staminodien angedeutet ist, wie bei *Samolus*, *Naumburgia* und *Soldanella*, so würde man nach den tatsächlichen Befunden an den anderen *Primulaceen* die Störung in der Alternation der Blütenkreise auch auf keine tatsächlichen Befunde basieren, sondern nur durch Analogieschlüsse den Abortus des äußeren Staubblattkreises annehmen können. Daraus folgt, daß solche Analogieschlüsse, wenn sie durch andere Verhältnisse geboten erscheinen, vollauf berechtigt sind, so daß die Furcht, durch die Annahme von Reduktionen auf Abwege zu geraten, grundlos ist. Natürlich muß auch hier Maß gehalten und die übrige Organisation der Blüte berücksichtigt werden.

Nachdem wir die Eigenschaften der Blüte als eines Ganzen besprochen haben, müssen wir uns zu der Entwickelung ihrer einzelnen Teile wenden.

Bei der schon so oft diskutierten Frage nach der

e) **Entstehung des Perianths** stehen sich hauptsächlich drei Ansichten gegenüber:

Nach Celakowsky (1900) ist das ganze Perianth durch Umbildung von Staubblättern entstanden,

nach Prantl (1888) aus Hochblättern,

nach Naegeli (1884) der Kelch aus Hochblättern, die Krone aus Staubblättern.

So, wie die Frage bisher gestellt wurde, kann sie überhaupt nicht endgültig beantwortet werden. Um zu einem Standpunkt zu gelangen, von welchem aus eine richtige Beurteilung möglich ist, müssen wir von der *Magnoliaceen*-Blüte ausgehen, die nach den vorangegangenen Erwägungen mit ihrer langen, tannzapfenartigen Achse, und ihren vielen azyklischen Blütenblättern (wozu noch andere Merkmale, z. B. das Fehlen echter Gefäße kommen) der ältesten Angiospermenblüte am meisten entspricht. Die Ausbildung ihres Perianths steht nun in einem gewissen Gegensatz zu demjenigen fast aller übrigen Angiospermen (die *Cacteen* ausgenommen). Außer der azyklischen Anordnung der Blütenhüllblätter zeigt sie eine große Unbeständigkeit in der Ausbildung derselben. „Bei einigen *Magnolia* und *Liriodendron* ist der äußere, aus drei Blättern bestehende Kreis (besser Schraubenumgang!) der Blütenhülle von mehr kelchartiger Beschaffenheit, bei andern (z. B. *M. conspicua* Salisb.) sowie den *Schizandreen* und *Illicium* existiert keine scharfe Grenze und es empfiehlt sich daher, nur von einer Blütenhülle, nur bei *Zygogynum* und *Drimys* von Kelch und Krone zu sprechen.“ (Prantl 1891, p. 14.)

Da ein solches Perianth nur noch bei den *Cacteen* vorkommt (abgesehen von den mit den *Magnoliaceen* nächst verwandten Familien), welche ebenfalls einen alten Typus repräsentieren, so müssen wir dasselbe als primitive Bildung auffassen, aus welcher alle anderen Differenzierungen hervorgegangen sind.

Die Frage nach der Herkunft des Perianths wird dadurch völlig verschoben. Man kann bei diesem Stand der Dinge nicht mehr daran denken, den Kelch aus Hochblättern und die Krone aus Staubblättern abzuleiten, sondern ist genötigt, sich zuerst Rechenschaft zu geben, wie dieses undifferenzierte Perianth entstanden ist. Bei den *Coniferen* findet sich kein Perianth, „doch haben sie oft am Grunde eine Hülle aus schuppenförmigen, gelblichen oder rötlichen Blättchen, und wenn man will, kann man dieselbe für eine Blütenhülle ansprechen“. (Eichler 1889, p. 41). Diese Schuppen sind den Sporophyllen mehr oder weniger ähnlich und da nach Penzig (1894, p. 335 u. 489) neu sich differenzierende Organe immer die Gestalt der ihnen zunächst stehenden, schon differenzierten annehmen, so ist es höchstens noch bei den sekundär entstandenen älteren azyklischen Perianthien der *Magnoliaceen*, *Nymphaeaceen* und *Cacteen* möglich, nachträglich festzustellen, woraus jedes einzelne Blatt oder die einzelnen Partien des Perianths hervorgegangen sind. Daß aber Staubblätter an der Perianthbildung be-

teiligt waren, geht aus den mannigfaltigen Übergängen zwischen Perianth- und Staubblättern hervor, wie er z. B. bei den *Nymphaeaceen* erhalten ist. Aber auch Hochblätter halfen bei dieser Neubildung mit; dies beweisen die Übergänge zwischen Perianth- und Hochblättern bei *Calycanthaceen* und *Cacteen*. Bei den tertiär in ein zyklisches Perigon oder Kelch und Krone differenzierten Perianthien ist die Feststellung der Herkunft der einzelnen Partien desselben nicht mehr möglich, da wir nicht wissen, welche und wie viele Schraubenumgänge der azyklischen Perianthblätter beim Übergang zur zyklischen Stellung unterdrückt worden sind.

Die von vornherein nicht sehr verschiedene Herkunft dieser Perianthblätter konnte bei der tertiären Differenzierung in Perigon oder Kelch und Krone nicht mehr in Betracht kommen. Es wurde vielmehr, wie z. B. ein Vergleich der einander zweifelsohne homologen *Helleboreen*-Perianthien zeigt, das biologisch Brauchbare aus dem vorhandenen Materiale geschaffen.

Dadurch werden auch die vielfachen Übergänge zwischen den verschiedenen Blütenorganen natürlich erklärt, z. B. desjenigen von Staub- in Kronblätter, wie er bei den *Nymphaeaceen* erhalten geblieben ist. Die äußersten blattartigen Staubblätter haben noch am meisten Ähnlichkeit mit den *Gymnospermen*-Sporophyllen. Die Möglichkeit lag für sie gleich nahe, steril und noch mehr blattartig zu werden, und so vielleicht noch mit Hilfe allerdings nicht mehr nachweisbarer Hochblätter ein Perianth zu bilden oder als Sporophylle, den veränderten Bestäubungsbedingungen entsprechend, die Blattfläche zu reduzieren und die Pollensäcke auf schmaler, schwanker Lamelle zu tragen.

Die *Cacteen* zeigen in ihrer Blüte einen allmählichen Übergang von Kron-, Kelch- und Hochblättern, bei *Peireskia* auch noch den Übergang von Hoch- in Laubblätter, während nur die äußeren der Blütenhüllröhre angewachsenen Staubgefäße ausschließlich durch ihre Insertion die nahe Verwandtschaft mit den Perianthblättern verraten. Daß bei dieser Perianthbildung auch Hochblätter mitgewirkt haben, liegt auf der Hand, wenn wir wenigstens alle diejenigen Blätter zur Blütenhülle rechnen, welche oberhalb der Fruchtknoteninsertion stehen. Dasselbe ist auch bei *Paeonia* der Fall, bei welcher die Kelchblätter allmählich in die Laubblätter übergehen (Prantl 1891, p. 55). An diesen Pflanzen könnte die Celakowskysche Theorie durch konsequente Anwendung ad absurdum geführt werden, wie das Goebel (1898, p. 726 Anm. 2) prinzipiell schon getan hat.

Hier müssen auch die Honigblätter der *Helleboreen* erwähnt werden, die besonders als Argument für die Staubblattnatur der Blumenkrone ins Feld geführt wurden. Jedenfalls ist es am richtigsten, diese Gebilde weder von in Filament und Staubkolben differenzierten Staubblättern noch von differenzierten Perianthblättern abzuleiten, sondern von Übergangsformen

zwischen diesen beiden Gebilden, wie sie bei den *Nymphaeaceen* erhalten geblieben sind. Die eigentlichen Perianthblätter dieser mit Honigblättern versehenen Blüten wurden je nach der Größe solcher Honigblätter entweder zu einem grünen Kelch *(Ranunculus)*, oder Kronperigon *(Helleborus niger, Trollius)*, seltener zu einem Kelchperigon *(Helleborus viridis, Myosurus)*.

In den meisten andern Verwandtschaftskreisen gingen die Übergangsformen zwischen Perianth- und Staubblättern früh verloren, sodaß diese mehr oder weniger scharf voneinander getrennt sind.

Wenn Hallier (1901 pag. 98) annimmt, daß die Trennung des Perianths in Kelch und Krone ursprünglicher sei, als die Bildung eines gleichgefärbten Perigons, so ist das nach den eben angeführten Tatsachen nicht richtig. Auch bei den *Helobien*, auf welche sich diese Äußerung Halliers bezieht, sind offenbar beide Arten von Blütenhüllen (hetero- und homoio-chlamydeische) nebeneinander aus undifferenzierten azyklischen Perianthien entstanden. Bei den höher differenzierten Formen der Monocotylen hat sich allerdings das gleichartige, kelch- oder kronartige Perigon fast ausschließlich erhalten; trotzdem kann es ebenso alt sein, wie das in Kelch und Krone differenzierte mancher *Helobien*. Von den einfachen Perianthien der *Helleboreen*, *Lauraceen*, *Betulaceen*, *Fagaceen* etc. müssen natürlich die sekundär einfach gewordenen unterschieden werden. Mit Hilfe des Vergleiches mit den nächsten Verwandten wird eine Entscheidung dieser Frage meistens möglich sein.

f) **Krone.** Von der Gestaltung der einmal differenzierten Krone wurde für die Systematik von jeher viel, vielleicht nur zuviel Gebrauch gemacht. Daß Choripetalie ursprünglicher ist als Sympetalie (Hallier 1901 pag. 9) wird mit Recht so allgemein angenommen, daß ich darauf nicht näher einzugehen brauche. Daß aber die Sympetalie, zu welcher sich übrigens alle möglichen Übergänge von der Choripetalie finden, nur einem einzigen Ast des pflanzlichen Stammbaumes zukomme, wurde zwar früher allgemein angenommen, aber von Hallier in seiner Abhandlung durch Beiziehung aller übrigen Merkmale wohl endgiltig widerlegt. Gleichzeitig mit der Sympetalie hat sich aus der Choripetalie wenigstens teilweise auch die Apetalie entwickelt, die ebenfalls an ganz verschiedenen Ästen des Stammbaumes aufgetreten ist, und deshalb nicht zur Bildung einer Gruppe der Apetalen berechtigt (Hallier pag. 29). Dies umsomehr, als nicht außer acht gelassen werden darf, daß in gewissen Familien die Apetalie ursprünglich, d. h. direkt aus undifferenzierten Perianthien entstanden ist, wie dies wohl für die Hallier sche Reihe: der *Lauraceae — Hamamelidaceae — Amentifloren* anzunehmen ist, in welcher allerdings, wahrscheinlich durch staminodiale Bildungen, stellenweise Blumenkronen hinzukamen.

Auch die Zygomorphie ist anerkanntermaßen jünger als die Aktinomorphie (Hallier pag. 29), die mit Sympetalie verbundene Zygomorphie jünger als die mit Choripetalie verbundene.

Als weiteres Merkmal alter Formen führt Hallier an: die dicke, fleischige Beschaffenheit der Perianthien und ihre wenig lebhafte Färbung. Letztere Eigenschaft würde ganz gut zu der früher (p. 140) gemachten Annahme passen, daß das ursprüngliche, azyclische Perianth wenigstens teilweise aus unscheinbaren Schuppen, resp. sterilen Sporophyllen entstanden ist, wie solche an der Basis der *Coniferen*-Zapfen häufig vorkommen.

Das andere Merkmal, die Fleischigkeit der Perianthblätter (Hallier pag. 88) kann aber eigentlich nur mit Hilfe des Hallierschen Systems selbst als alt bewiesen werden. Da es auch bei höher differenzierten Formen (z. B. der *Myrtacee Feijoa*) sekundär auftritt, ist es besser, auf dasselbe nicht zu viel Wert zu legen, zumal es nur in Verbindung mit andern sicherern Anhaltspunkten in Betracht kommen kann.

g) **Kelch.** Die Ausbildung des Kelches bietet für die Altersbestimmung einer Pflanze auch bestimmte Anhaltspunkte. Daß ein aus freien Blättern gebildeter älter ist, als ein verwachsenblättriger, wird wohl allgemein anerkannt. Außerdem muß festgehalten werden, daß das Fehlen eines Kelches oft auf ebenso hohe Spezializierung hinweist *(Stellaten)*, als eine besondere Differenzierung desselben, z. B. zu einem haarförmigen Pappus und dergleichen.

h) **Hochblätter, Vorblätter.** Bevor wir uns zu den Sporophyllen wenden. müssen wir noch das Schicksal der Hoch- und Vorblätter verfolgen, welche bei *Cacteen* und *Calycanthaceen* zuweilen den Übergang zwischen Laub- und Perianthblättern vermitteln, und die offenbar bei der Perianthbildung nicht verwendet wurden. Bei den von genannten Familien abstammenden Formen (z. B. den *Rosaceen*, die von *Calycanthaceen*-artigen Formen abzuleiten sind) werden sie ganz ausgeschaltet oder zu einem besondern Hüllkelch umgebildet. Hallier (pag. 20) faßt den Besitz zahlreicher Vorblätter demnach mit Recht als eine alt ererbte Eigenschaft auf. Dasselbe sagt er auch von einem aus zahlreichen Vorblättern gebildeten Hüllkelch. Einem wenigblättrigen gegenüber ist das zweifellos richtig. Da sich aber die Ausbildung eines typischen Hüllkelches ebenso weit vom Vorhandensein gewöhnlicher Hochblätter entfernt, als eine gänzliche Reduktion derselben, so muß ich den Besitz eines Hüllkelches überhaupt als eine nur relativ alte oder auch relativ junge Eigenschaft auffassen.

i) **Staubblätter.** Im Hinblick auf das Linnésche System ist es interessant, festzustellen, was für Fingerzeige die Staubblätter in phylogenetischer Beziehung geben. Da auch in den männlichen *Cycadeen*- und *Coniferen*-Blüten die Sporophylle in großer Zahl auftreten, müssen wir mit Hallier (pag. 35) einem ursprünglich vielgliedrigen Androeceum hohes Alter zusprechen. Wo dagegen nur wenige Staubblätter vorhanden sind, können wir mit Sicherheit auf weitgehende Differenzierung schließen (pag. 26).

Diejenigen Androeceen, die aus Spaltungen ursprünglich einheitlicher Anlagen hervorgegangen sind, z. B. bei *Malvaceen*,

Guttiferen und *Ricinus* (Hallier pag. 22) müssen natürlich gesondert betrachtet werden. Celakowsky (1900 pag. 97) ist der Ansicht, daß hier ursprünglich freie Anlagen miteinander sekundär verschmolzen seien, woraus sich dann tertiär wieder zahlreiche Staubblätter entwickelten, die allerdings an der Basis miteinander verwachsen sind. Diese Annahme scheint mir sehr plausibel zu sein; sie wird im Hallierschen System sehr gut zum Ausdruck gebracht. Jedenfalls müssen wir den Besitz solcher verzweigter Staubblätter als Kennzeichen relativ junger Formen betrachten. Hallier (pag. 22) zieht allerdings noch eine dritte Möglichkeit in Betracht. Er fragt, ob hier nicht vielleicht uralte verzweigte Sporophylle vorlägen, wie sie z. B. bei dem Farn *Allosorus* vorkommen, während die vorhin als ursprünglich bezeichneten einfachen Staubblätter an die Fiederchen von *Pteris* erinnern. Ich glaube, daß dies nicht viel mehr als eine geistreiche Idee ist, deren Begründung schwer fallen dürfte.

Dagegen ist die Form der Staubblätter von großer phylogenetischer Bedeutung. Zweifellos hatten die ältesten Staubblätter noch viel Ähnlichkeit mit denjenigen der *Cycadeen* und *Coniferen*, waren also blattartig, noch nicht in Filament und Konnektiv differenziert (Hallier p. 22), sondern trugen auf ihrer Fläche oder auf dem Rande die Sporangien, welche von der mehr oder weniger breiten Spitze des Sporophylls überragt war. Die gewöhnlich als typische Staubblätter bezeichneten, mit mehr oder weniger zylindrischem Filament, verbreitertem Konnektiv und endständigen Sporangien versehenen Gebilde haben sich von der ursprünglichen Form schon weit entfernt, sind somit jüngeren Datums.

k) **Fruchtblätter.** Was für die andern Blütenteile in Bezug auf die Gliederzahl galt, besteht auch für das Gynaeceum zu Recht, daß nämlich eine Blüte, die zahlreiche weibliche Sporophylle enthält, wie ein *Cycadeen*- oder Tannzapfen, als ursprünglich aufgefaßt werden muß, während Blüten mit wenigen Carpellen jünger sind. Nun erhebt sich aber die Frage, welche Verwachsungsart dieser Fruchtblätter zu einem geschlossenen Fruchtknoten die ältere ist: diejenige, bei welcher jedes einzelne Carpell einen geschlossenen Fruchtknoten bildet, aus dem dann die sogen. Balgkapseln entstehen, oder diejenige Art, bei welcher zahlreiche Fruchtblätter zu einem einzigen Fruchtknoten verwachsen. Da die erste Bedingung zum Zustandekommen eines mehrblättrigen Fruchtknotens (z. B. bei den *Nymphaeaceen*) eine mehr oder weniger zyklische Stellung der Fruchtblätter ist, die man sich sekundär aus der azyklischen entstanden denken muß, so wird man nicht fehlgehen, wenn man das Vorhandensein zahlreicher unikarpellater Fruchtknoten als das Ursprünglichere, den Besitz eines einzigen pleiocarpellaten Fruchtknotens als das spätere auffaßt. Somit haben die meisten *Polycarpicae* (exkl. *Nymphaeaceae*), die *Rosaceae* und *Helobiae* den ursprünglichen Typus beibehalten, während alle anderen Familien, auch

die mit so altertümlichem Perianth versehenen *Cacteen* einen höher differenzierten Fruchtknoten besitzen.

Möglichst weitgehende Individualität der einzelnen Fruchtblätter ist also ein Zeichen primitiver Organisation, die sich auch in einem pleiokarpellaten Fruchtknoten in der Ausbildung ebenso vieler Griffel (oder mindestens Narben) äußern kann, als Fruchtblätter vorhanden sind. Solche Bildungen müssen entschieden für älter gehalten werden, als solche, die bei Vorhandensein zahlreicher zu einem Fruchtknoten verwachsener Karpelle eine kleinere Zahl von Griffeln (oder Narben) ja nur einen einzigen aufweisen (Hallier pag. 49).

Wenn aber die Verwachsung der Karpelle zu einem Fruchtknoten stattgefunden hat, so wird ihre Zahl auch wieder auf das relative Alter schließen lassen. Wo der Fruchtknoten von einer großen Zahl von Karpellen gebildet wird *(Nymphaeaceen, Papaveraceen)*, dürfen wir aus den früher erörterten Gründen auf relativ alte Formen schließen (Hallier pag. 4), während nur 2—1 Fruchtblätter auf Reduktion, also jüngeres Alter hinweisen (pag. 12).

Auch der Grad der Differenzierung der Fruchtblätter selber gibt uns ein Maß an die Hand für die Altersbestimmung. Die Karpelle der *Polycarpicae* (exkl. *Nymphaeaceae*, inkl. *Helobiae*) sind eigentlich nur zusammengefaltete und an den sich berührenden Rändern verwachsene Blätter, an denen man keinen Griffel unterscheiden kann. Auf derselben Stufe der Differenzierung stehen die Karpelle der pleiokarpellaten Kapseln der *Nymphaeaceae* und *Papaveraceae*, da auch hier ein Griffel fehlt, und jedes einzelne Fruchtblatt seine eigene Narbe ausbildet.

Mit dem Auftreten von Griffeln entfernen sich die Sporophylle von der ursprünglichen Blattform ganz beträchtlich, sodaß wir also die Griffel führenden als phylogenetisch jung zu betrachten haben.

Daß die löffel- oder spatelartige Narbenform altertümlich sei, wie Hallier (pag. 23) angibt, kann wohl nur mit Hilfe seines Systems bewiesen werden, sodaß dieses Merkmal für unsere Zwecke nicht in Betracht kommt.

Anders ist es mit der Zahl und Anordnung der Samenanlagen, die ein Sporophyll trägt. Im Hinblick auf die *Cycadeen*, speziell *Cycas revoluta*, ist man auch wieder berechtigt, vieleiige Karpelle als altertümlich aufzufassen (Hallier pag. 5), während solche mit wenigen Samenanlagen (2—1) auf schon weit vorgeschrittene Differenzierung hinweisen.

Bei Vieleiigkeit unterscheidet Hallier (pag. 98) alte und junge Formen, jenachdem die Samenanlagen über die ganze Innenfläche der Fruchtblätter zerstreut oder auf gewisse Stellen, speziell den Rand, lokalisiert sind. Dies geht allerdings aus der Plazentation von *Nymphaea* und *Papaver* hervor, ist aber ein Merkmal, das nicht unabhängig vom vorliegenden System als ursprünglich erwiesen werden kann, da gerade bei den *Cycadeen*

die Samenanlagen ausschließlich auf dem Rande der Karpelle stehen.

Die Art der Insertion der Samenanlagen wird von Hallier für die Altersbestimmung nicht verwendet, obwohl theoretisch die atrope Samenanlage, wie sie bei den *Cycadeen* und den meisten *Coniferen* vorkommt, zweifellos primitiv ist. Ob allerdings dieses Merkmal praktisch verwertet werden kann, ist fraglich, da diese Organe in kleinen, bisher als natürlich betrachteten Gruppen oft verschieden ausgebildet sind.

l) **Früchte und Samen** liefern auch manche Anhaltspunkte für das Alter der verschiedenen Pflanzenformen. Hallier (pag. 36) bezeichnet den Besitz großer einfacher Samen als das Merkmal alter Typen, die wie die Früchte sehr groß, fleischig sind und keine Verbreitungsmittel besitzen (pag. 88). Da bei den Angiospermen überhaupt die ersten Früchte auftreten, könnte uns nur die Palaeontologie darüber Aufschluß geben. Weil sie aber versagt, ist ein Beweis für diese Ansicht nicht zu erbringen.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Samen, welche wir schon von den *Cycadeen* her kennen. Tatsächlich sind sie bei den letzteren meist groß, auch oft fleischig und besitzen keine zur Windverbreitung sich eignenden Fallschirme, oder Haken, die sich in dem Haarkleid von Tieren festhalten. Dagegen treffen wir im Samenbau z. B. der in jeder Hinsicht hoch differenzierten *Compositen* und *Valerianaceen* das direkte Gegenteil: relative Kleinheit, Trockenhäutigkeit und Besitz von Flugapparaten.

Ein weiteres Merkmal liefert die Ausbildung des im Samen enthaltenen Embryos. Kleine, in reichlichem Nährgewebe eingebettete (Hallier pag. 34), gerade (pag. 89), mit ungeteilten Kotyledonen (pag. 17) versehene Keimlinge sind für alte Typen charakteristisch. Die Richtigkeit dieser Annahme geht wieder aus einer Vergleichung der Verhältnisse bei den *Cycadeen* hervor, welche alle kleine, gerade Embryonen mit ungefalteten Kotyledonen besitzen. Alle Abweichungen von dieser Gestalt sind auf sekundäre, jüngere Differenzierungen zurückzuführen, so besonders die vermehrte oder verminderte Zahl der Kotyledonen, worauf Hallier allerdings nicht ausdrücklich hinweist, was ihm aber bei der Plazierung der *Monocotylen* sicher vorgeschwebt hat. Was ist älter, der Besitz von zwei Keimblättern oder eines einzigen? Die paläontologischen Funde sprechen eher für ein höheres Alter der *Dicotylen* (Fontaine 1889), ein Vergleich mit dem *Cycadeen*-Keimling ebenfalls, und wenn wir noch die Untersuchungen Sargants (1903) über die Gefäßbündelstruktur des Monokotylenkeimblattes in Betracht ziehen, so wird man zur Auffassung gezwungen, daß die *Monocotylen* von den *Dicotylen* abzuleiten seien. Das Gefäßbündel ist sowohl bei den meisten *Monocotylen*, als auch bei der mit zwei verwachsenen Keimblättern versehenen Dikotylen *Eranthis* bisymmetrisch, während bei *Lilium* und *Allium* die zwei Bündel nicht verschmolzen sind und

dadurch offenbar auf die ursprüngliche Zweizahl der Kotyledonen hindeuten. Graf zu Solms-Laubach (1893) will die von Sargant angedeutete Ableitung der *Monocotylen* von den *Dicotylen*, speziell *Ranunculaceen*-artigen Gewächsen nur als eine „working hypothesis“ gelten lassen. Wenn wir aber die von Hallier noch aufgezählten Anklänge der *Monocotylen* an die *Ranunculaceen* durchsehen: Trimerie der Blütenorgane, zerstreute Anordnung der Leitbündel, Monokotylennervatur, Blattscheiden, Schwund der primären Pfahlwurzel, Zwiebel- und Knollenbildungen (pag. 97, 98) so schwindet das Hypothetische an Sargants Hypothese immer mehr, und es wird wohl nicht allzulange dauern, bis man sich darüber wundert, daß man sich auf Grund der verschiedenen Kotyledonenzahl so lange gesträubt hat, die offen daliegende Verwandtschaft zwischen *Ranunculaceen* und *Helobiae*, resp. *Monocotylen* zuzugeben.

Mit diesem kleinen Exkurs schließe ich die Besprechung der von der Blüte und ihren Organen gebotenen Anhaltspunkte für die Altersbestimmung ab und wende mich zu den den vegetativen Organen entnommenen.

2. Das relative Alter von Eigenschaften der vegetativen Teile.

Als Merkmal alter Formen wird von Hallier baumartiger Wuchs (pag. 5) mit wenigen dicken Zweigen genannt, die oft einen endständigen Blattschopf tragen (pag. 9), sodaß die Pflanze einen plumpen, unbeholfenen, vorweltlichen Eindruck macht (pag. 88). Demgegenüber sind Gewächse von zartem, zierlichem Wuchs (pag. 9), auch alle 1 und 2jährigen (pag. 45), die Krautpflanzen überhaupt (pag. 11), jüngeren Datums. Auch wo in einer Familie aufrechte Holzpflanzen und Kletterpflanzen vorkommen, sind letztere abgeleitete Formen.

Es ist Tatsache, daß die Gymnospermen und wahrscheinlich auch die ältesten, paläontologisch nachgewiesenen Angiospermen Holzpflanzen waren. Der Stamm mag anfänglich auch nur wenig verzweigt gewesen sein und sich im Habitus überhaupt noch an die *Cycadeen* angeschlossen haben. Somit wäre die Ursprünglichkeit der genannten Eigenschaften durch phylogenetische Erwägungen genügend gestützt. Natürlich muß auch hier mit Vorsicht zu Werke gegangen werden, da auch eine sekundäre Stammbildung in Gruppen krautiger Pflanzen nicht selten ist. (*Monocotylen*, *Centrospermen*, *Compositen*).

Als weiteres Merkmal alter Familien ist nach Hallier (pag. 98) ihr Reichtum an Wasserformen zu betrachten, „der uns in die Zeit zurückversetzt, zu welcher sich in dem Urmeere eben erst feste Kontinente zu bilden begannen.“ Wenn auch diese Begründung geologisch sehr anfechtbar ist, so ist der Gedanke an sich jedenfalls richtig[1]. Denn damit sich eine Pflanze voll-

[1]) Die gerügte Unrichtigkeit wurde von Hallier selbst (1901, Beiträge zur Morphogenie etc. pag. 98) berichtigt.

ständig dem Wasserleben anpasse, wie z. B. eine *Vallisneria*, *Lemna* oder ein *Wasserranunculus*, muß die Stammform noch sehr plastisch gewesen sein, sodaß sie bei der Mutation große Sprünge auszuführen imstande war. Ein Blick auf die *Lentibulariaceen*, die ebenso stark an das Wasserleben angepaßt sind, als z. B. ein *Wasserranunculus*, erinnert jedoch daran, daß höchstens der Reichtum einer Familie an Wasserformen bedeutungsvoll ist, nicht der Besitz von solchen überhaupt.

Alte Typen sollen nach Hallier auch durch den Besitz derber, lederartiger, ungeteilter und ganzrandiger Dauerblätter (Hallier pag. 5, 11, 17, 20) ausgezeichnet sein, die wechselständig sind (pag. 20), während zartkrautige, einjährige, geteilte, und quirlig gestellte Blätter mit eingeschnittenem Rande auf junges Alter hinweisen. Daß Ganzrandigkeit ein Merkmal alter Formen ist, geht aus der *Potomac-Flora* (Fontaine 1889) hervor, welche die ältesten bisher bekannt gewordenen Angiospermenreste enthält. Allerdings kommen darunter vereinzelte Blätter mit gesägtem Rande vor, aber die meisten sind ganzrandig, mehrere allerdings auch zusammengesetzt.

Die Gegenständigkeit, die übrigens auch bei den *Polycarpicae (Monimiaceae)* auftritt, dürfte aus den erhaltenen Fossilresten kaum zu erkennen sein, während eine gewisse Derbheit den alten, fossilen Blättern nicht abgesprochen werden kann. Da Ganzrandigkeit und Derbheit der Blätter auch bei sonst hoch differenzierten Formen vorkommt (z. B. *Rubiaceen*), haben alle diese Merkmale nur relativen Wert für die Altersbestimmung.

Daß Nebenblätter nur bei jüngern Typen auftreten, wird durch die *Marattiaceen* und einige *Cycadeen* widerlegt. Auch die Altertümlichkeit einzelner, achselständiger und großer Blüten dürfte kaum anders als durch das Halliersche System selbst bewiesen werden.

Von anatomischen Eigenschaften bezeichnet Hallier nur zwei als sicher ursprünglich: das Fehlen echter Gefäße und die zerstreute Anordnung der Leitbündel in der Achse (pag. 88).

Echte Gefäße fehlen den *Pteridophyten*, außer *Pteris* und *Athyrium*, sowie allen Gymnospermen, außer den *Gnetaceen*, die aber wegen ihrer starken Spezialisierung hier nicht in Betracht kommen. Wenn wir von den Wasserpflanzen *(Nymphaeaceen, Ceratophylleen, Aldrovanda, Podostemaceen)* und den Parasiten *(Monotropeae* z. T. und *Cuscuteen)* absehen, so wurde das Fehlen von echten Gefäßen bei den *Magnoliaceen*-Gattungen *Drimys* und *Zygogynum*, den *Trochodendraceen*-Gattungen *Tetracentron* und *Trochodendron*, und bei den *Cacteen* beobachtet (Solereder 1899 pag. 955). Es geht daraus hervor, daß dieses Merkmal nur ursprünglichen Formen zukommt; als solche haben sich ja die *Magnoliaceen* und *Trochodendraceen*, sowie die *Cacteen* schon durch ihren Blütenbau erwiesen.

Ob zerstreute Anordnung der Gefäßbündel als ursprüngliche Eigenschaft angesehen werden darf, wie dies Hallier (pag. 88) tut, versteht sich nicht von selbst, da schon bei den

Cycadeen meist ein Gefäßbündelring ausgebildet ist, bei der alten Gattung *Cycas* allerdings rindenständige, bei dem jüngern *Encephalartos* markständige Stränge auftreten. Aber im Hinblick auf die Farne scheint die zerstreute Anordnung der primitive Zustand zu sein. Er war offenbar bei den gemeinsamen Vorfahren der *Ranunculaceen*, *Berberideen* und *Monocotylen* verbreitet, kommt aber nach Solereder (1899 pag. 969) auch in entfernt stehenden Familien vor (*Cucurbitaceae*, *Umbelliflorae* etc.). Zur Bestimmung des Alters kann somit dieses Merkmal keine absoluten Anhaltspunkte geben.

Schließlich sei noch eine pflanzengeographische Eigenschaft hervorgehoben, die uns nach Hallier (pag. 20) einen Schluß auf das Alter einer Form tun läßt. Ist eine Pflanze auf ein altes Florengebiet beschränkt, so dürfe man annehmen, daß sie viele ursprüngliche Charaktere bewahrt habe. In gewissem Sinne mag das richtig sein, da sich bei kontinuierlicher Weiterentwicklung einer Flora Änderungen der äußeren Einflüsse weniger stark fühlbar machen, als da, wo große Schwankungen der Klimate über die Floren hinweggegangen sind, wie z. B. in Mitteleuropa. Warum aber die Beschränkung auf ein solches altes Florengebiet auf hohes Alter einer Form hindeuten soll, müßte Hallier erst beweisen.

Nachdem ich nun die phylogenetische Entwicklung der systematisch verwertbaren Eigenschaften behandelt habe, stelle ich die Merkmale, welche auf hohes Alter einer Angiosperme hinweisen, in folgender Liste zusammen:

1. Tierbestäubung (Wind- und Selbstbestäubung sekundär!).
2. Relativ lange Blütenachse.
3. Große Zahl der Blütenglieder.
4. Schraubige (azyklische) Anordnung der Blütenglieder.
5. Perianthblätter und Sporophylle frei, nicht verwachsen (inkl. Apokarpie!).
6. Allmählicher Übergang von Hoch- in Perianthblätter.
7. Perianth nicht in Kelch und Krone differenziert (azyklisch).
8. Allmählicher Übergang von Kelch- in Kronblätter.
9. Aktinomorphie der Blüte.
10. Staubblätter blattartig, Pollensäcke von der Staubblattspitze überragt.
11. Fehlen eines Griffels.
12. Bei Verwachsung zahlreicher Fruchtblätter, Bildung ebenso zahlreicher Griffel.
13. Große Zahl von Samenanlagen resp. Samen.
14. Große, einfache fleischige Samen ohne Fallschirme oder Hackenbildungen.
15. Kleiner in reichliches Nährgewebe eingebetteter Embryo.
16. 2-Zahl der Cotyledonen.
17. Ganzrandigkeit der Blätter.

18. Baumartiger Wuchs mit wenigen dicken Zweigen, oft mit endständigen Blattschöpfen.
19. Reichtum an Wasserformen in einer Familie.
20. Fehlen echter Gefäße bei nicht parasitären Landpflanzen.

III. Die *Polycarpicae* als älteste Angiospermen.

Das Ergebnis aller dieser Erörterungen ist, wie ich schon hervorgehoben habe, daß die *Polycarpicae* am meisten altertümliche Merkmale bewahrt haben. Alle übrigen Pflanzengruppen haben diese ursprünglichen Formen mehr oder weniger verändert, indem die Natur sozusagen versuchte, mit möglichst wenigen Mitteln ihre Ziele zu erreichen. Während in der *Polycarpicae*-Blüte viele Perianth-, Staub- und Fruchtblätter ausgebildet wurden, trat überall eine Verminderung der Quirl- und Gliederzahl der Blüte ein, wie dies in der Reihe der *Nymphaeaceen*, *Papaveraceen* und *Cruciferen* anerkannt ist. Das Höchste wird in dieser Beziehung von *Centranthus* geleistet. Diese fast kelchlose Sympetalenform mit zygomorpher gespornter Krone, einem Staub- und einem Fruchtblatt mit einem Griffel und einer Samenanlage hat sich bei größter überhaupt denkbarer Ökonomie so weit an Insektenbestäubung angepaßt, als es überhaupt möglich ist.

Für die Systematik erwächst somit die Aufgabe, ein System aufzustellen, in welchem die *Polycarpicae* als letzterhaltener Rest der ältesten Angiospermen an der Basis stehen, von denen alle übrigen Familien abgeleitet werden.

Darauf, daß dies möglich sei, deuten schon verschiedene, allgemein anerkannte Tatsachen hin. So habe ich mich immer auf die Ableitung der *Papaveraceen* und *Cruciferen* von *Nymphaeaceen* als auf etwas allgemein Anerkanntes stützen können. Auch die Verwandtschaft der *Rosaceen* mit den *Calycanthaceen* wird kaum widerlegt werden können, ebensowenig wie diejenige von *Helobiae* und *Monocotylen* mit den *Ranunculaceen*. Was bei den Genannten bisher gelungen ist, das ist nun auch mit den übrigen zu versuchen. Bei der Lösung dieser Aufgabe ist vor allem darauf zu achten, ob die fraglichen Formen noch irgendwelche alten Merkmale aufweisen, damit man einen ersten Anhaltspunkt für ihre Placierung gewinnt. Zeigen z. B. die Staubblätter eine die Pollensäcke überragende Spitze, wie z. B. bei den *Aristolochiaceen*, so wird man sie trotz der Verwachsenblättrigkeit des Perianths auch im Hinblick auf den pleiokarpellaten Fruchtknoten nicht sehr weit von den *Polycarpicae* entfernen dürfen. Welcher Gruppe derselben sie speziell zu nähern seien, müssen vergleichende Studien ergeben.

Die äußere Morphologie, auch zuweilen der Habitus, bieten da schon mancherlei Anhaltspunkte. Besonders aber verdient hier der anatomische Bau Berücksichtigung. Engler hat in

seinen Prinzipien (1897 p. 9) den oft hervorragenden Wert der anatomischen Eigenschaften folgendermaßen hervorgehoben: „Der Schutz, welchen dicht stehende Trichome jungen Organen gegen Transpiration gewähren, bleibt derselbe, mögen die Trichome einzellige, gegliederte oder Schuppenhaare sein; ganze Sippen und Familien sind aber oft durch eine Form der Haare charakterisiert."

Was für die Haare gilt, kann auch von den Schließzellen resp. deren Nebenzellen, und häufig auch vom Bau der Achse gesagt werden. Es ist offenbar gleichgültig, mit welchen Mitteln ein bestimmter Zweck erreicht wird, sodaß die Pflanze mit den alt ererbten Organ-Formen ihre Aufgaben lösen kann, infolgedessen dieselben erhalten bleiben und zur Charakterisierung ganzer Verwandtschaftsreihen dienen können.

Hallier hat diese Tatsache in weitgehendem Maße verwertet, und einzelne Gruppen auf Grund der Haarbildungen als zusammengehörig erkannt (z. B. *Convolvulaceen* und *Sapotaceen*). Natürlich ist es auch nicht wieder ein einziges Merkmal, auf welches man eine Verwandtschaft basieren kann, jedoch wird man von einem solchen oft auf die richtige Fährte gebracht, wonach auch sonst die mannigfaltigsten Beziehungen zum Vorschein kommen. Wie aus dem p. 137 gegebenen Citat von Hallier hervorgeht, ist keine Eigenschaft zu vernachlässigen, sondern alles und jegliches auf Ähnlichkeit oder Unähnlichkeit zu prüfen.

IV. Konvergenzerscheinungen.

Bei der Anordnung der Formen nach den dargelegten Prinzipien, muß es auffallen, daß in zwei verschiedenen Verwandtschaftsreihen bei ziemlich weit differenzierten Formen Organe auftreten, welche die gemeinsamen Vorfahren noch nicht besaßen, wie z. B. die Nebenkrone der *Caryophyllaceen* und *Monocotylen*, oder die sekundäre Apetalie und die Sympetalie. Bekanntlich wurden früher letztere Eigenschaften als Merkmale bestimmter Entwickelungsreihen aufgefaßt, wodurch man aber zu keinem befriedigenden Systeme kam. Die Apetalie wurde allerdings schon früh als eine an verschiedenen Stellen des Stammbaumes auftretende Eigentümlichkeit erkannt, die Sympetalie dagegen wird bis heute noch nur einem einzigen Zweig der Angiospermen zugeschrieben. Durch sorgfältige Vergleichungen hat aber Hallier festgestellt, daß dieses Merkmal in verschiedenen Verwandtschaftsreihen aufgetreten ist, welche allerdings in der gemeinsamen Stammgruppe der *Polycarpicae* zusammentreffen.

Hallier (p. 19) nimmt zur Erklärung solcher Konvergenzerscheinungen an, „daß durch die ganze Organisation des gemeinsamen Stammvaters der Entwickelung der einzelnen Organe bereits derartig enge Bahnen vorgezeichnet waren, daß für die sich in verschiedene Linien spaltenden Nachkommen die Wahrscheinlichkeit außerordentlich groß wurde, unter gewissen über-

einstimmenden Lebensbedingungen Parallelformen zu erzeugen." Somit hätte in dem gemeinsamen Stammvater bereits eine bestimmte Entwicklungstendenz geschlummert. Wenn man der von Hallier gegebenen Erklärung für das Zustandekommen von Parallelformen der Sache nach zustimmen muß, so wird die Bezeichnung Bildungstendenz wegen ihres teleologischen Beigeschmacks jedenfalls besser durch eine andere zu ersetzen sein. Die oben gegebene Erklärung schließt nichts Teleologisches in sich, sondern nimmt den Besitz von Entwicklungsfähigkeiten, formativen Fähigkeiten an, welche im Stammvater schlummern, sich auf seine Nachkommen vererben und in oft schon weit voneinander entfernten Verwandten durch irgend einen inneren (Korrelation) oder äußeren Anstoß veranlaßt werden, eine entsprechende Form auszubilden. Auf solche lang schlummernde und plötzlich an verschiedenen Orten aufwachende und sich betätigende formative Fähigkeiten sind Parallelbildungen wie z. B. die Köpfchenblütigkeit oder die Sympetalie zurückzuführen. Daß diese formativen Fähigkeiten nicht allen Angiospermenreihen zukommen, sondern nur von gewissen Stammformen vererbt wurden, geht aus dem System Halliers hervor.

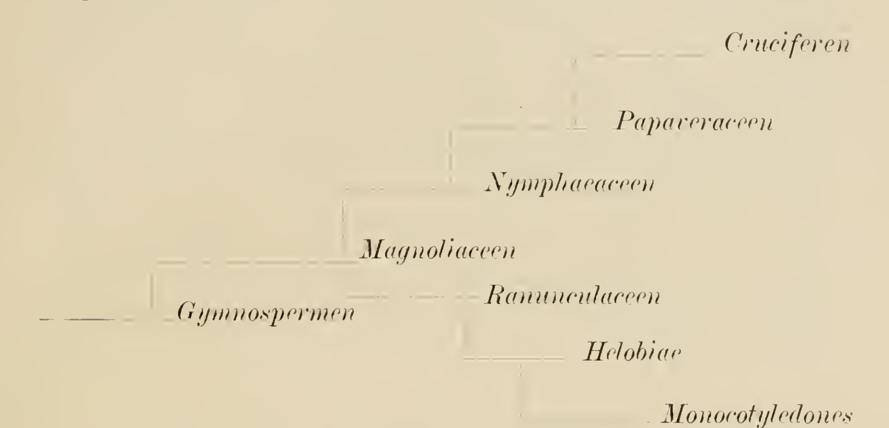
V. Art der Abstammung jetzt lebender Gewächse.

Wenn sich die *Polycarpicae* auf Grund des Besitzes einer großen Anzahl primitiver Eigenschaften als älteste Familie erwiesen haben, von welcher eine Ableitung aller übrigen möglich ist, so muß ich noch, um Mißverständnisse zu vermeiden, auf die Art und Weise eingehen, in welcher eine Pflanzengruppe aus einer anderen entstanden ist. Hallier (p. 17) spricht sich hierüber bestimmt aus: „Überhaupt scheint es mir ein höchst gewagtes Unternehmen zu sein, irgend eine *Dicotylen*-Familie von den noch lebenden Vertretern einer anderen Pflanzenfamilie ableiten zu wollen. Weit eher scheint mir daher der sogenannte Stammbaum der lebenden Blütenpflanzen mit dem Verzweigungssystem einer Polsterpflanze oder mit einem von unten her absterbenden Torfmoosrasen, als mit einer schlank emporgeschossenen Pyramidenpappel vergleichbar zu sein."

Die gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Gruppen deuten in der Tat darauf hin, daß die *Angiospermen* in breiter Front vorgerückt sind, wobei die einen Formen, ja auch die einen Organe früher, die anderen später — also verschieden weit differenziert — Halt gemacht haben. Gerade diese Verschiedenheit im Grade des Vorrückens scheint durch gewisse, schon bei gleicher Höhe der Differenzierung bestehende Unterschiede der Organisation bedingt gewesen zu sein, sodaß z. B. die Vorfahren der *Papaveraceen* nicht die *Nymphaeaceen* sondern nur den *Nymphaeaceen* ähnliche, wahrscheinlich landbewohnende Gewächse müssen gewesen sein, die nach ihrer Differenzierung in die *Papaveraceen* ausgestorben sind. Was wir also an lebenden alter-

tümlichen Formen kennen, sind nicht die Stammeltern der lebenden Formen selbst, sondern höchstens nahe Verwandte derselben, die kurz nach der Abzweigung der Seitenlinie ihre Differenzierung eingestellt haben und zu mehr oder weniger unveränderlichen Formen erstarrt sind.

Diese Verhältnisse könnten etwa folgendermaßen graphisch dargestellt werden: ich isoliere dabei willkürlich zwei Entwickelungsreihen.



Schlußwort.

Es erübrigte nun noch, einen Überblick über das Hallier-sche System selbst zu geben. Ich verzichte darauf, da bei der noch mannigfachen Unsicherheit der Gruppierung eine solche Übersicht nur nachteilig wirken könnte. Ich verweise daher auf die Originalarbeit Halliers.

Die Hauptverschiebungen, welche Hallier mit einzelnen Gruppen vorgenommen, die wohl ihre definitive Stellung hat, muß ich jedoch beispielsweise anführen.

Die *Amentifloren* werden von Hallier durch Vermittelung der *Hamamelidaceen* von den *Lauraceen* abgeleitet, die *Monocotylen*, wie obiges Schema zeigt, von den *Ranunculaceen*. Die *Sympetalen* spaltet er in fünf Gruppen, welche die Fortsetzung verschiedener choripetaler Reihen bilden. Auf Einzelheiten einzugehen, würde außerhalb meines Themas liegen. Daß aber diese neue Gruppierung einen Fortschritt bedeutet, geht am deutlichsten daraus hervor, daß verschiedenen Formen, die in den bisherigen Systemen ein wahres Nomadenleben führten, da sie zu weit getrennten Familien Beziehungen zeigten, im neuen System ein Platz konnte zugewiesen werden, der ihren mannigfachen Verwandtschaftsbeziehungen in jeder Hinsicht entspricht. In diesem Falle sind z. B. die *Cucurbitaceae* (zwischen *Passifloraceen* und *Campanulaceen-Compositen* und *Adoxa* (zwischen *Saxifragaceen* und *Caprifoliaceen*).

Durch unsere Betrachtungen kommen wir somit zu dem Schluß, daß das Hallier'sche *Angiospermen*-System auf Prinzipien beruht, welche mit unsern phylogenetischen Anschauungen im Einklang stehen, und daß in demselben die bisher konstatierten Verwandtschaftsbeziehungen der verschiedenen Familien am ungezwungensten zum Ausdruck gelangen. Was bis jetzt davon vorliegt, ist allerdings nur ein Entwurf, an welchem noch vieles auszuarbeiten ist. Trotzdem ist es schon in seiner jetzigen Gestalt allen bisher konstruierten Systemen aus den genannten Gründen vorzuziehen, und auch praktisch verwertbar, weil man durch dasselbe in den Stand gesetzt ist, die Systematik der höheren Pflanzen auch über die *Gymnospermen* hinaus, unter phylogenetischen Gesichtspunkten zu behandeln, sodaß dieser Zweig der Botaniker nicht mehr, wie anhin, als eine von Nichtsystematikern gefürchtete Detailwissenschaft erscheint. Das Hallier'sche System läßt auch unter den *Angiospermen* eine bestimmte, einheitlich zu überblickende Entwickelung erkennen, welche sich direkt an diejenige der *Pteridophyten* und *Gymnospermen* anschließt.

Literatur-Verzeichnis.

1896. Celakowsky, L. J. Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüte und über den Ursprung der Blumenkrone. Teil I. (Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Naturw. Mathemat. naturw. Klasse. Nr. 40.)

1900. — Dasselbe. Teil II. (Ebenda Nr. 3.)

1889. Eichler, A. W. Coniferae. (In Engler & Prantl. Natürl. Pflanzenfam. II. Abt. 1. p. 28 ff.)

1892. Engler, A. Die systematische Anordnung der monokotyledonen Angiospermen. (Abh. d. kön. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. Physikal. math. Klasse. Abh. II.)

1897. — Prinzipien der systematischen Anordnung, insbesondere der Angiospermen. (Engler & Prantl. Natürl. Pflanzenfam. Nachträge zu Teil II bis IV. p. 5 ff.)

1889. Fontaine, W. M. The Potomac or younger Mesozoic Flora. Monographs of the United States Geological Survey. Washington.

1898 (—1901). Goebel, K. Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena. (G. Fischer.)

1901. Hallier, H. Über die Verwandtschaftsverhältnisse der Tubifloren und Ebenalen, den polyphyletischen Ursprung der Sympetalen und Apetalen und die Anordnung der Angiospermen überhaupt. (Abhandl. aus d. Gebiete d. Naturwissenschaft, herausgeg. vom Naturwissensch. Verein in Hamburg. Bd. 16. II. Hälfte.)

1884. Naegeli, C. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig.

1890. Penzig, O. Pflanzenteratologie. Bd. I. Polypetalae. Genua.

1804. — Dasselbe, II. Bd. Dicotyledones. Gamopetalae, Monocotyledones, Cryptogamae. Genua.

1888. Prantl, K. Beiträge zur Morphologie und Systematik der *Ranunculaceen*. (Englers Botanische Jahrbücher. Bd. 9. pag. 225 ff.)

1891. Prantl, K. Magnoliaceae, *Ranunculaceae*. (In Engler & Prantl, Natürl. Pflanzenfam. Teil III. Abt. 2. pag. 12 ff.)
1903. Sargant, Ethel. A Theory of Origin of Monocotyledons founded on the Structure of their Seedlings. (Annals of Botany, Vol. 17. No. 65.)
Mir nur bekannt aus Referat in Botan. Centr.-Bl. 1903. Nr. 17. pag. 376/77.
1902. Senn, G. Besprechung der Arbeit van Tieghems. (Botan. Zeitung. II. Abt. pag. 305—310.)
1899. Solereder, H. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart.
1903. Solms-Laubach, Graf zu. Besprechung der Arbeit von Sargant. (Botan. Zeitung, Abt. II. pag. 197.)
1901. van Tieghem. L'oeuf des plantes considéré comme base de leur classification. (Annales des sciences nat. Botanique. Série 8. Tome 14. pag. 213 ff.)
1902. Warming, E. Handbuch der systematischen Botanik. Deutsche Ausgabe. 2. Aufl. von M. Moebius. Berlin.

Erst nach Abschluß dieser Arbeit kamen mir noch vier weitere Literaturnummern zur Kenntnis, die ich nicht mehr berücksichtigen konnte.

1. Solms-Laubach, *Cruciferen*-Studien. III. (Botan. Zeitung. 1903. I. Abteilung. pag. 59—77.)

Herr Prof. Graf zu Solms-Laubach machte mich in liebenswürdiger Weise auf seine Stellungnahme zu einem sogen. phylogenetischen System aufmerksam, wie er sie am Schlusse seiner *Cruciferen*-Studien III geäußert habe. Dazu kann ich nur bemerken, daß das Halliersche System als ein Versuch zu betrachten ist, „uns von gewissen großen Zügen der Deszendenz der Pflanzenstämme im allgemeinen ein rationell begründbares Bild zu machen." Den Gang der Phylogenie im einzelnen festzulegen, wird allerdings oft sehr schwierig sein, darf aber nicht unversucht bleiben. Daß es innerhalb der *Cruciferen* gelingen werde, hält Graf zu Solms-Laubach für möglich. Wenn dies aber „bei einer derart geschlossenen Familie wie die *Cruciferen*" gehofft werden kann, die gerade durch ihre scharfe Begrenzung solche Studien erschweren muß, so darf man für weniger starre Gruppen umso zuversichtlicher hoffen, daß man es in absehbarer Zeit zu einer endgültigen Klarstellung der speziellen Verwandtschaftsbeziehungen bringen werde.

2. Strasburger, Noll, Schenck, Karsten, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 6. Aufl. Jena. (G. Fischer) 1903.

Karsten (pag. 437) verweist in anerkennender Weise auf das Halliersche System. Er spricht sich auch für die Auflösung der *Sympetalen*, ebenso für die Auffassung der *Amentifloren* als Reduktionsformen aus. Allerdings fordert er noch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, welche bisher noch völlig fehlen, als „conditio sine qua non" für Durchführung

und Neugestaltung des Systems. Solche sind allerdings sehr wünschbar, und werden sicherlich auch kommen. Aber schon mit dem vorliegenden Tatsachenmaterial läßt sich für das Hallier'sche System ein sichereres Fundament konstruieren, als für das bisher übliche.

3. Hallier, H. Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle und des Trophophylls in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten. (III. Beiheft zum Jahrb. d. Hamburgischen Wissensch. Anstalten. XIX. 1901.)

4. Hallier, H. Über die Verwandtschaftsverhältnisse bei Englers Rosalen, Parietalen, Myrtifloren und in anderen Ordnungen der Dikotylen. (Abhandlungen aus d. Gebiete d. Naturw., herausgeg. v. naturwissensch. Verein in Hamburg. Band. XVIII. 1903.)

In beiden Abhandlungen baut Hallier sein System weiter aus und berichtigt in einigen Punkten seine früheren Ausführungen. Die speziellen Untersuchungen über die Verwandtschaftsbeziehungen der Rosalen, Parietalen etc. kommen für unsere prinzipiellen Erörterungen wenig in Betracht, viel mehr dagegen die Arbeit über die Morphogenie der Sporophylle. Dieselbe ist besonders für die systematische Stellung der *Coniferen* (Deutung von Frucht- und Deckschuppe) von hohem Interesse, enthält übrigens auch manches, was ich in dieser Arbeit ausgeführt habe. Ich glaube aber von einer Streichung derjenigen Partien meiner Arbeit, welche die von Hallier schon 1901 ausgesprochenen Ansichten enthalten, absehen zu dürfen, da auch diese seine zweite größere Publikation vielen Fachgenossen unzugänglich sein dürfte.

Entwickelungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke der Schweiz.

Von

Aug. Schulz.

In einer vor kurzem[1]) erschienenen Schrift über die „Geschichte und Herkunft der Schweizerischen Alpenflora" hat Marie Ch. Jerosch ein leider sehr lücken- und fehlerhaftes[2]) „kritisches" Referat über die bisher über die Entwickelung der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke der Schweiz, der Alpen im allgemeinen und des nördlich der Alpen gelegenen Teiles Mitteleuropas ausgesprochenen Ansichten gegeben und im Anschlusse hieran in großen Zügen und ganz unbestimmt[3]) — und sehr häufig auch in ganz unklarer Weise — dargelegt, welchen Verlauf nach ihrer Meinung diese Entwikkelung gehabt hat.

---

[1]) Leipzig 1903.

[2]) Zur Begründung meines obigen Urteiles über die Schrift von M. Jerosch will ich hier nur anführen, daß letztere von meinen neueren Arbeiten über die Entwickelungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke des südlicheren Mitteleuropas nur eine einzige — und zwar die in den Berichten d. Deutschen botanischen Gesellschaft 20. Bd. (1902). S. 54—81 veröffentlichte — kennt, und obwohl sie aus dieser Abhandlung ersehen mußte, daß meine jetzigen Ansichten über die Entwickelung der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke des genannten Gebietes in vielen Punkten wesentlich von denjenigen abweichen, welche ich 1894 in meinen Grundzügen einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgange der Tertiärzeit ausgesprochen habe, dennoch ausschließlich die letzteren berücksichtigt. Aber auch diese meine älteren Ansichten über die Entwickelung der phanerogamen Flora und Pflanzendecke des südlicheren Mitteleuropas (mit Einschluß der Alpen) sowie die von mir in meiner Schrift „Über die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke der Skandinavischen Halbinsel und der benachbarten Schwedischen und Norwegischen Inseln" 1900 ausgesprochenen Ansichten über die Entwickelung der Flora und Pflanzendecke Skandinaviens hat M. Jerosch meist mehr oder weniger unrichtig wiedergegeben und — zum Teil sehr — ungerecht kritisiert. Ich vermag somit ihrer Behauptung (a. a. O. S. 150), daß sie versucht habe, „die sich entgegenstehenden Ansichten möglichst vollständig und möglichst objektiv wiederzugeben", ganz und gar nicht beizustimmen.

[3]) Vergl. a. a. O. 150—151.

Letztere ist nach ihrer Meinung ungefähr in folgender Weise verlaufen: Während des Höhepunktes der dritten[1] — letzten — Eiszeit, als in Mitteleuropa ein subarktisches bis arktisches Klima herrschte[2], lebten in den Alpen, selbst auf deren südlichen Abhängen, kaum noch xerotherme Phanerogamen[3]. Die damalige Phanerogamenflora des Alpengebietes bestand aus einer geringen Anzahl[4] Arten[5] des Alpenelementes, des mitteleuropäisch-alpinen, des alpin-nordeuropäischen, des arktisch-altaischen, des arktischen, des altaischen — und des himalayischen — Elementes der gegenwärtigen Phanerogamenflora der Schweizer Alpen[6]. In dem zwischen den Alpengletschern und dem nordischen Inlandeise gelegenen Teile Mitteleuropas, in welchem damals eine arktische bis subarktische Phanerogamenflora herrschte, wanderten und mischten sich die alpinen und die arktischen Arten[7]. Als nach dem Höhepunkte dieser Eiszeit das Klima Mitteleuropas wieder wärmer und trockener wurde und sich infolgedessen die Gletscher der Alpen wieder verkleinerten, da breiteten sich die genannten Florenelemente in der Schweiz zunächst weit aus. Darauf verschwanden sie mehr und mehr aus deren niederen Regionen, in denen gegenwärtig nur noch einzelne von ihnen an vereinzelten Orten vorkommen. Diese „Glazialrelikte" sind als Reste früherer Wanderungsetappen von größter Wichtigkeit[8].

Auf den Rückzug der Gletscher folgte wahrscheinlich — mit voller Sicherheit läßt es sich noch nicht sagen[9] —, und zwar wohl bald[10], eine xerotherme Periode, die Alactaga-Periode[11], in welcher sich in Mitteleuropa strichweise Steppen ausbildeten. In dieser Periode fand wohl die Bildung der postglazialen Ablagerungen subaërischen Lößes im St. Gallischen Rheintale und im Walliser Rhonetale[12] sowie eine Invasion meridionaler (in der Hauptsache mediterraner und pontischer) Elemente[13], und zwar teils aus ihrer sibirischen, pontisch-pannonischen oder mediterranen Heimat, teils aus zweiter Hand, von Orten, wohin sie in der letzten Interglazialzeit gelangt waren[14], nach Mitteleuropa statt. Nicht nur solche Arten, welche gegenwärtig auf die niederen Regionen beschränkt sind[15], z. B.

---

[1] M. Jerosch schließt sich betreffs der Anzahl der Eiszeiten an Penck, Die Vergletscherung der Deutschen Alpen (1882), an.
[2] Jerosch, a. a. O. 37.
[3] a. a. O. S. 103.
[4] a. a. O. S. 43.
[5] a. a. O. S. 151.
[6] a. a. O. S. 86—87.
[7] a. a. O. S. 43.
[8] a. a. O. S. 153.
[9] a. a. O. S. 148 u. 155.
[10] a. a. O. S. 55.
[11] a. a. O. S. 55.
[12] a. a. O. S. 49 u. 55.
[13] a. a. O. S. 148.
[14] a. a. O. S. 155.
[15] a. a. O. S. 135.

die Steppenpflanzen, die im Schweizer Mittelland in die Wald- und Wiesenflora eingestreut sind oder eigene Kolonieen bilden, die sog. Föhnpflanzen am Ufer des Walen-, Zuger-, Vierwaldstätter- und Thunersees, im Rheintal, im Linthtal usw., die „Steppenheidegenossenschaften" des trockenen und warmen Wallis, die „colonies xérothermes" Briquets aus den Savoyischen Alpen, sondern wohl auch gewisse wärmeliebende Arten südlicher Gebirge sind damals in die Schweiz eingewandert. Die letzteren konnten die niederen Regionen infolge der eingetretenen Umstände, besonders wegen der Lockerung der Wald- und Wiesenbestände, passieren und in die alpine Region steigen, wo sie sich einbürgerten und verblieben, auch als das Klima wieder feuchter und kälter wurde. Fanden sie doch in der alpinen Region ein Klima, das durch starke Insolation, häufig große Trockenheit, plötzliches Frühlingwerden, wenigstens zeitweise, gewisser Analogien mit dem Steppenklima nicht entbehrt, wozu dann noch der Mangel an höheren Holzgewächsen tritt[1]). Im allgemeinen jedoch berührte die damalige Klima- und Vegetationsveränderung das Gebiet oberhalb der Baumgrenze wahrscheinlich nicht merklich[2]).

Diese Steppenzeit wurde, vielleicht infolge eines ozeanischer werdenden Klimas, durch ein Überhandnehmen der Wälder abgelöst, das seinen Höhepunkt heute wahrscheinlich bereits überschritten hat[3]). Größere Veränderungen des Klimas, die eine nachhaltige Wirkung auf die Flora der Schweiz hätten haben können, scheinen in diesem letzten Abschnitte der Postglazialzeit nicht stattgefunden zu haben; nur periodische Klimaschwankungen kleineren Maßes sind aus ihm nachgewiesen[4]). Die Vegetation der alpinen Region der Schweiz ist noch jetzt in steter Umbildung begriffen. So manche Art hat ihre klimatische Grenze wohl noch nicht erreicht. Auch die systematischen Einheiten selbst sind wie während der ganzen Postglazialzeit so auch jetzt noch in stetem Fließen; die alpine Flora der Schweiz ist noch keine völlig entwickelte, wohl äquilibrierte[5]). Bei der Flora der Ebene scheint ein Gleichgewicht, d. h. eine maximale Ausbreitung, heute schon mehr erreicht zu sein. Allerdings darf man nicht vergessen, daß jener wichtige Faktor, dem es gelingt, wenigstens in manchen Teilen Europas, die natürliche Florenzusammensetzung der Ebene bis zur Unkenntlichkeit zu verändern, der Mensch, für die Hochalpen weit weniger ins Gewicht fällt. Stets wird es genug Felsreviere geben, die sich seiner Botmäßigkeit entziehen, die soweit reicht, als für ihn ein Gewinn dabei herausschaut[6]).

---

1) Jerosch. a. a. O. S. 149, vgl. auch S. 134.
2) a. a. O. S. 56.
3) a. a. O. S. 59.
4) a. a. O. S. 63.
5) a. a. O. S. 155—156.
6) a. a. O. S. 156—158.

Ich will im folgenden, und zwar nur kurz, auf M. Jeroschs Ansichten über den Gang der Entwickelung der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke Mitteleuropas im allgemeinen und der Schweiz im besonderen, die meines Erachtens meist nicht den Tatsachen entsprechen, eingehen[1].

Es läßt sich mit Bestimmtheit behaupten, daß während des Höhepunktes der letzten[2] Eiszeit[3] sowohl in der Schweiz als auch in den übrigen Teilen des Alpengebietes[4] nur zu Jeroschs Alpen-, mitteleuropäisch-alpinem, alpin-nordeuropäischem, arktisch-altaischem, arktischem, altaischem und himalayischem Elemente — d. h. zu meiner ersten Gruppe[5] — gehörende Phanerogamen zu existieren imstande waren[6]. Nicht einmal in

---

[1]) Ein näheres Eingehen auf die unrichtige Wiedergabe und die ungerechte Kritik, welche viele meiner Ansichten über die Entwickelung der phanerogamen Flora und Pflanzendecke des nördlicheren Europas durch Marie Jerosch erfahren haben, würde zu viel Raum erfordern und ist außerdem meines Erachtens ganz überflüssig.

[2]) D. h. der vierten — der Würm- — Eiszeit Pencks und Brückners (vergl. Penck u. Brückner, Die Alpen im Eiszeitalter. 1. Lief. (1901). S. 109—110), der dritten Eiszeit Pencks (vergl. Penck, Die Vergletscherung d. Deutschen Alpen (1882), vorz. S. 307 u. f.).

[3]) Mein Begriff Eiszeit oder kalte Periode (vergl. z. B. meine Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgange der Tertiärzeit (1894). S. 176 u. 207) deckt sich nicht, wie Jerosch (vergl. z. B. a. a. O. S. 67) anzunehmen scheint, mit dem meist gar nicht definierten Begriffe Eiszeit oder Glazialzeit der Autoren. Auch Jerosch hat es unterlassen, diesen Begriff zu definieren.

[4]) Zum Alpengebiete rechne ich im folgenden auch den Jura.

[5]) Die erste Gruppe umfaßt diejenigen Formen, welche hauptsächlich oder ausschließlich in Gegenden wachsen, deren Sommer- und Winterklima kühler als das der niederen Gegenden des mittleren Elbegebietes ist, die aus solchen Formen in Mitteleuropa nach deren Einwanderung in dieses hervorgegangenen neuen Formen, welche sich zum Teil aber die klimatische Anpassung von Formen einer der drei anderen Gruppen erworben haben, und diejenigen Individuengruppenreihen von Formen mit weiterer Anpassung an das Klima, welche ersteren Formen hinsichtlich ihrer klimatischen Anpassung entsprechen. Die Formen und die ihnen entsprechenden Individuengruppenreihen von Formen mit weiterer klimatischer Anpassung bezeichne ich als Elemente dieser Gruppe. Betreffs der im vorstehenden gebrauchten Begriffe und meiner Einteilung der spontanen Phanerogamenflora Mitteleuropas vergl. Schulz, Entwicklungsgeschichte der phanerogamen Pflanzendecke Mitteleuropas nördlich der Alpen. (Forschungen z. deutschen Landes- und Volkskunde, herausg. v. Kirchhoff. Bd. 11. Heft 5. (1899). S. 233 bis 235 [5—7]), und Schulz, Über die Entwicklungsgeschichte d. gegenwärtigen phanerogamen Flora u. Pflanzendecke der Skandinavischen Halbinsel u. d. benachbarten Schwedischen und Norwegischen Inseln. (Abhandlungen der Naturf. Gesellschaft zu Halle. Bd. 22. (1900). S. 203—208 [147—152]).

[6]) Manche anderen Schriftsteller sind derselben Meinung wie M. Jerosch oder glauben sogar, daß damals zahlreiche, bedeutender Sommerwärme und teilweise auch bedeutender sommerlicher Trockenheit bedürftige Phanerogamen im Alpengebiete lebten, so z. B. Kerner, Studien über d. Flora d. Diluvialzeit in d. östlichen Alpen. (Sitzungsberichte d. k. Akademie d. Wissenschaften in Wien. Math.-nat. Klasse. Bd. 97. Abt. 1. (1888). S. 7—39), v. Wettstein. Die Geschichte unserer Alpenflora. Schriften d. Vereines z. Verbreitung naturw. Kenntnisse in Wien. Bd. 36. (1896). S. 117—142), Eng-

dem nördlich der Alpen gelegenen Teile Mitteleuropas können damals Elemente meiner zweiten und dritten Gruppe[1], ja wohl nicht einmal solche meiner vierten Gruppe gelebt haben[2]. Denn während dieser Zeit müssen sehr weite Striche selbst der niederen Regionen der eisfreien Gegenden des soeben genannten Teiles Mitteleuropas nicht nur waldfrei, sondern auch ohne zusammenhängende dichte Bestände höherer strauchiger und krautiger Gewächse gewesen sein. Nur unter solchen Verhältnissen konnten in diesem Teile Mitteleuropas so zahlreiche schattenfliehende, an niedrige Sommer- und Wintertemperaturen angepaßte — meiner ersten Gruppe angehörende — Gewächse die weite Verbreitung erlangen, welche sie damals nachweislich besaßen[3] [4]. Wenn sich hieraus nun auch kein ganz sicherer Schluß auf die bestimmten Werte der einzelnen Faktoren des damaligen Klimas Mitteleuropas ziehen läßt, so geht hieraus meines Erachtens doch das hervor, daß die damalige Sommerwärme eine wesentlich geringere war als die jetzige. Das damalige Klima der niederen Regionen der eisfreien Gegenden des nördlich der Alpen gelegenen Teiles Mitteleuropas — und ebenso das des gesamten Alpengebietes — kann schwerlich milder als das gegenwärtig in den eisfreien Küstengegenden des südwestlichen Grönlands herrschende Klima[5] gewesen sein, muß also für die Elemente meiner zweiten und dritten Gruppe sowie wenigstens für die meisten Elemente meiner vierten Gruppe durchaus ungeeignet gewesen sein. Ein solches Klima war aber nicht nur nötig, um für die an niedrige Sommer- und Wintertemperaturen angepaßten Gewächse die eisfrei bleibenden Gegenden Mitteleuropas wegsam und weithin bewohnbar zu machen; es war meines Erachtens auch nötig, damit diese Gewächse oder

ler. (Die Pflanzen-Formationen u. die pflanzengeographische Gliederung d. Alpenkette. Notizblatt d. k. botanischen Gartens u. Museums zu Berlin. Appendix VII. 1901), sowie Chodat und Pampanini, Sur la distribution des plantes des Alpes austro-orientales et plus particulièrement d'un choix de plantes des Alpes cadoriques et vénitiennes. (Le Globe. Organe d. la Société d. Géographie de Genève. T. 41. 1902. Mémoires S. 63—132). Eine eingehende Kritik der Ansichten dieser Schriftsteller werde ich an anderer Stelle geben.

[1]) M. Jerosch rechnet zwar zu ihrem xerothermen oder meridionalen Elemente nicht nur Elemente meiner zweiten und dritten Gruppe, sondern auch solche meiner ersten Gruppe (vergl. a. a. O. S. 134—135 u. 147—149), ihre Äußerung auf S. 103 scheint sich jedoch nur auf Elemente meiner zweiten und dritten Gruppe zu beziehen.

[2]) Auch hierüber sind manche Schriftsteller anderer Meinung; ich will hierauf jedoch nicht weiter eingehen.

[3]) Vergl. z. B. Schulz, Über die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora u. Pflanzendecke Mitteldeutschlands. (Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft. Bd. 20. 1902. S. 54 u. f. 67—68).

[4]) Betreffs der beim Beginne der letzten Eiszeit in diesem Gebiete vorhandenen Elemente der ersten Gruppe und deren Schicksales im Verlaufe der Eiszeit vergl. S. 162, Anm. 5.

[5]) Vergl. z. B. Schulz, Die Entwickelungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora u. Pflanzendecke der Schwäbischen Alb. (Englers Jahrbücher Bd. 32. 1903. S. 633—661 645).

wenigstens die meisten derselben die Fähigkeit erhielten, Örtlichkeiten — und zwar entweder überhaupt oder doch leicht und schnell — zu besiedeln, welche von den von ihren Individuengruppen bis dahin bewohnten hinsichtlich der Bodenbeschaffenheit, sei es auch nur ganz unbedeutend, abwichen[1]. Daß diese Gewächse im Beginne der letzten Eiszeit diese Fähigkeit meist nicht besaßen, läßt sich meines Erachtens mit Sicherheit aus dem Umstande erschließen, daß gegenwärtig nicht nur in den niedrigeren Gegenden Mitteleuropas, sondern selbst in den oberen Regionen der höheren mitteleuropäischen Mittelgebirge, z. B. der Sudeten, zahlreichen derselben diese Fähigkeit teils vollständig, teils fast vollständig abgeht; denn sie breiten sich hier, trotzdem die Ausbreitungsbedingungen durchaus günstig sind, nicht oder nur äußerst langsam aus. Es ist dies offenbar eine Folge davon, daß sich die Individuengruppen der betreffenden Gewächse während einer oder mehrerer für diese sehr ungünstiger Perioden ganz fest an die besonderen Eigenschaften ihrer Wohnstätten angepaßt und dabei Eigenschaften erworben haben, welche den von ihnen abstammenden Individuen eine dauernde Ansiedlung an wenn auch nur ganz unbedeutend von den ursprünglichen Wohnstätten dieser Individuengruppen abweichenden Stellen entweder ganz unmöglich machen oder doch sehr erschweren. Als diese ungünstigen Perioden haben wir die beiden von mir als heiße Perioden[2] bezeichneten Abschnitte der Postglazialzeit, vorzüglich den ersten derselben, anzusehen[3]. Eine ähnliche, aber für diese Gewächse noch viel ungünstigere Periode, die Periode der Ablagerung des sogen. jüngeren Lößes[4], ging der letzten Eiszeit voraus. Diese Periode muß die an kaltes Klima angepaßten Gewächse bis weit nach Norden hin und bis in die jetzige nivale Region der Alpen hinauf in der beschriebenen Weise sehr bedeutend beeinflußt haben. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß am Ausgange dieser Periode in den oberen Regionen der Alpen und des Juras, sowie im Norden[5] die Individuengruppen wenigstens der meisten dieser

---

[1] Ich teile also Chodats und Pampaninis Ansichten über die Ausbreitungsfähigkeit dieser Gewächse nicht.

[2] Vergl. das weiter unten über diese Perioden Gesagte.

[3] Vergl. hierzu Schulz, Entwicklungsgeschichte der phanerogamen Pflanzendecke Mitteleuropas nördlich der Alpen. S. 240 [12] u. f., Entwicklungsgeschichte d. gegenw. phanerogamen Flora u. Pflanzendecke Skandinaviens. S. 72 [16] u. f. u. 211—212 [155—156], und außerdem z. B. Entwicklungsgeschichte d. phanerogamen Pflanzendecke d. Saalebezirkes. (1898). S. 24 u. f., Die Verbreitung der halophilen Phanerogamen in Mitteleuropa nördlich der Alpen. (Forschungen z. deutschen Landes- u. Volkskunde, herausg. v. A. Kirchhoff. Bd. 13. Heft 4. 1901. S. 318 [50] u. f.) Studien über die phanerogame Flora u. Pflanzendecke des Saalebezirkes. I. (1902). S. 40 u. f. usw.

[4] Damals besaßen sogar Striche des westlichen Frankreichs einen Steppencharakter und wurden von Säugetieren bewohnt, die gegenwärtig zu den Charaktertieren der Steppen des europäischen Rußlands gehören.

[5] Die wenigen damals zwischen den Alpen und dem Norden vorkommenden Individuengruppen dieser Gewächse hatten zweifellos meist eine

Gewächse ebenso fest an die besonderen Eigenschaften ihrer Wohnstätten angepaßt waren, wie es gegenwärtig in den oberen Regionen der mitteleuropäischen Mittelgebirge die Individuengruppen der Mehrzahl der hier vorkommenden von diesen Gewächsen sind[1]). Ich glaube nun, daß Abkömmlinge solcher an die besonderen Eigenschaften ihrer Wohnstätten fest angepaßten Individuengruppen sich nur in dem Falle in einem Landstriche mit von den der Wohnstätten dieser Individuengruppen, wenn auch nur ganz unbedeutend abweichenden Bodenverhältnissen anzusiedeln und auszubreiten imstande sind, wenn dessen Klima dem Klima gleicht oder sich doch wenigstens hinsichtlich für das Pflanzenleben sehr wichtiger Faktoren sehr nähert, welches zur Zeit der Entstehung derjenigen Formen, zu welchen diese Individuengruppen gehören, in deren Entstehungsgebieten herrschte: nur unter solchen Verhältnissen können meines Erachtens die die Ausbreitung verhindernden oder doch sehr erschwerenden Eigenschaften völlig schwinden oder wenigstens latent werden. Ein dem der Entstehungsgebiete dieser Formen während deren Entstehungszeit gleiches oder sehr ähnliches Klima können die niederen Gegenden Mitteleuropas auch in den Eiszeiten nicht besessen haben[2]). Nur die Temperatur kann in diesen Zeiten eine so bedeutende Erniedrigung erfahren haben, daß sie der der Entstehungsgebiete dieser Formen während deren Entstehungszeit völlig glich. Wir werden deshalb wohl nicht fehlgehen, wenn wir für den Höhepunkt der letzten Eiszeit eine solche, d. h. eine sehr bedeutende, Erniedrigung der Temperatur der genannten Gegenden und eine entsprechende Temperaturerniedrigung des Alpengebietes annehmen[3]) [4]).

---

sehr bedeutende Änderung ihrer ursprünglichen klimatischen Anpassung erfahren. Sie sind wohl meist während der letzten Eiszeit, während welcher sich in diesen Gegenden an kaltes Klima angepaßte Individuengruppen derselben Arten ansiedelten, zugrunde gegangen.

[1]) Betreffs der jetztzeitlichen Verhältnisse in den oberen Regionen der Alpen vergl. das weiter unten Gesagte.

[2]) Dies wird in der Regel ganz außer acht gelassen.

[3]) Höchst wahrscheinlich können sich die gegenwärtig die höheren Regionen der mitteleuropäischen Mittelgebirge bewohnenden Formen der ersten Gruppe nur in dem Falle — überhaupt oder doch schneller — in diesen Regionen ausbreiten, wenn die Temperatur derselben eine bedeutende Erniedrigung erfährt. Die in den niedrigen Gegenden Mitteleuropas lebenden Individuen dieser Formen sind aber nicht nur fest an die besonderen Verhältnisse ihrer Wohnstätten angepaßt (betreffs der Zeit dieser Anpassung vergleiche das im folgenden Gesagte), sondern sie — d. h. diejenigen Individuen, von denen die gegenwärtig lebenden Individuen, welche von jenen die neue Anpassung ererbt haben, abstammen — haben wohl auch meist eine so bedeutende Änderung ihrer klimatischen Anpassung erfahren, daß sie bei einer Temperaturerniedrigung, wie sie oben für den Höhepunkt der letzten Eiszeit angenommen wurde, oder wahrscheinlich sogar schon bei einer viel geringeren nicht nur sich nicht ausbreiten, sondern sogar zugrunde gehen würden. Vergl. hierzu besonders meine S. 162, Anm. 3 aufgeführten Schriften.

M. Jeroschs Äußerungen (a. a. O. S. 70) über meine Annahme einer weitgehenden Änderung der ursprünglichen Anpassung eines mehr oder weniger großen Teiles der Individuen vieler Phanerogamen-Arten, und vor-

Auch der Ansicht von M. Jerosch vermag ich nicht beizustimmen, daß während des Höhepunktes der letzten Eiszeit die Alpen nur von einer geringen Anzahl Arten ihres Alpen-, mitteleuropäisch-alpinen, alpin-nordeuropäischen, arktisch-altaischen, arktischen, altaischen und himalayischen Elementes bewohnt wurden[1]. Ich glaube, daß vielmehr die meisten, vielleicht sogar fast sämtliche gegenwärtig die Alpen bewohnende Arten dieser Gruppen auch damals in denselben vorkamen. Auch in der Schweiz lebte in dieser Zeit wohl ein Teil der gegenwärtig in ihr vorkommenden Felsboden bewohnenden Arten dieser Gruppen. Denn wenn in dieser Zeit auch der weitaus größte Teil der Oberfläche der Schweiz mit Eis und Firn bedeckt war, so waren doch zweifellos in manchen ihrer höheren Alpengruppen noch recht ausgedehnte firn- und eisfreie Steilhänge vorhanden, an denen Phanerogamen zu wachsen vermochten [2] [3]. Wenn auch

---

züglich ihr Hinweis auf die Abhandlung Flahaults über Naturalisation lassen deutlich erkennen, wie wenig es ihr gelungen ist, in diesen schwierigen Gegenstand einzudringen. Ich will auf diese Frage hier nicht näher eingehen, sondern betreffs derselben auf meine neueren Schriften verweisen.

[4]) Auf eine so bedeutende Erniedrigung der Temperatur Mitteleuropas während des Höhepunktes der letzten Eiszeit läßt sich meines Erachtens auch direkt aus dem damaligen gewaltigen Umfange der Alpenvergletscherung und des nordischen Inlandeises schließen, ganz gleich, auf welche Ursache dieser zurückgeführt werden muß. Ich will jedoch an dieser Stelle nicht näher hierauf eingehen.

[1]) Auch Jaccard, (Gesetze der Pflanzenvertheilung in der alpinen Region. (Flora. 90. Bd. 1902. S. 349 u. f. 353) ist der Meinung „daß, ausgenommen eine kleine Zahl nivaler Arten, die gesammte Flora der alpinen Region postglacial eingewandert ist."

[2]) Wahrscheinlich war die Anzahl der überlebenden Elemente geringer, als sie gewesen sein würde, wenn sich die Individuengruppen dieser Gewächse nicht durch Anpassung an die besonderen Verhältnisse ihrer Wohnstätten ihre Ausbreitung verhindernde oder erschwerende Eigenschaften erworben hätten, die wohl erst im Verlaufe der Eiszeit latent werden oder schwinden konnten.

[3]) Moorboden bewohnende Formen haben in den Schweizer Alpen während des Höhepunktes der letzten Eiszeit wohl nicht gelebt; die gegenwärtig in denselben vorkommenden Moorboden bewohnenden Formen sind erst nach dieser Zeit wohl hauptsächlich von der Oberschwäbisch-bayrischen und der Schweizer Hochebene, aus welchen Strichen sie später zum Teil vollständig verschwunden sind, eingewandert. Manche dieser Formen kommen in den Schweizer Alpen nur an ganz isolierten Stellen vor; an diese sind ihre Keime wohl meist durch Vermittlung von Vögeln gelangt, an deren Körper dieselben mittels Schleimes oder erhärteter Bodenmasse angeheftet waren. Ein Teil von diesen seltenen Formen war in den Schweizer Alpen während des letzten Teiles der letzten Eiszeit wahrscheinlich viel häufiger als jetzt und ist erst in der für diese Gewächse während langer Perioden klimatisch sehr ungünstigen Folgezeit so selten geworden. Die Annahme Jaccards, Contribution au problème de l'immigration postglaciaire de la flore alpine (Bulletin d. la Société Vaudoise d. Sciences Natur. T. 36. 1900. S. 87—130 (120—121)), daß die Keime mancher von diesen Moorpflanzen sich an deren heutigen Wohnstätten unter dem Eise der Eiszeit bis zum Schwinden desselben in entwickelungsfähigem Zustande erhalten hätten, erscheint mir ganz unwahrscheinlich. (M. Jerosch scheint (a. a. O. S. 41) Jaccard falsch verstanden zu haben; dieser scheint nur an das Erhaltenbleiben keimkräftiger Samen — graines —, nicht an das entwickelter Individuen zu denken.)

das damalige Klima dieser Örtlichkeiten sicher nicht unwesentlich ungünstiger war als das gegenwärtig in der nivalen Region der Alpen herrschende, so war es doch für viele in der alpinen Region der Alpen entstandene Formen zweifellos günstiger als das der eisfrei bleibenden Felsgegenden am Alpenrande und im Vorlande, wo das Klima, wie bereits angedeutet wurde, während der Eiszeiten bedeutend von dem gegenwärtig und in den Interglazialzeiten in der alpinen Region herrschenden Klima abwich [1]).

---

[1]) Sowohl die im arktischen Norden oder in den Gebirgen des nördlichen Asiens als auch die in der alpinen Region der europäischen Hochgebirge entstandenen Formen mußten sich an das Klima der niedrigeren Gegenden Mitteleuropas erst anpassen. Vorzüglich den zuletzt genannten mußte eine solche Anpassung schwer fallen. Infolge dessen traten während des Höhepunktes der Eiszeit in dem eisfreien Gebiete zwischen den Alpengletschern und dem nordischen Inlandeise die alpinen Elemente wohl bedeutend gegen die übrigen zurück. Die meisten der ersteren waren wahrscheinlich auf die unmittelbare Nähe der Alpen beschränkt. Vogler (Über die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen, (Flora. Bd. 89. 1901. S. 1 u. f. (51 und 80—81)) führt das Fehlen einer ganzen Anzahl alpiner Elemente, z. B. mancher alpiner *Primulaceen*, nördlich der Alpen vorzüglich darauf zurück, daß es für dieselben während der Eiszeit in dem eisfreien Gebiete zwischen den Alpengletschern und dem Südrande des nordischen Inlandeises an geeigneten Standorten gefehlt hat oder daß diese Standorte doch zu vereinzelt und zu zerstreut waren, als daß jenes Gebiet von diesen Gewächsen übersprungen werden konnte, da deren Samen für einen weiten Transport durch den Wind zu schlecht ausgerüstet sind. Daß diese Annahme unbegründet ist, zeigt ein Vergleich dieser *Primulaceen* mit der wohl ebenfalls aus den Alpen stammenden *Gypsophila repens* L., welche Art während der letzten Eiszeit mindestens bis zum Südharze — betreffs ihres dortigen Vorkommens vergl. Schulz, Entwicklungsgeschichte der phanerogamen Pflanzendecke des Saalebezirkes. S. 24 u. f. — vorgedrungen ist. Die Samen dieser Art, welche letztere an den Boden schwerlich geringere Anforderungen stellt als eine Anzahl der nicht nördlich der Alpen vorkommenden Alpen-*Primulaceen*, sind für einen Transport durch den Wind wohl nicht geeigneter als die der letzteren. Sie sind nach Vogler (a. a. O. S. 12 u. 26, sowie Taf. I, Fig. 8 u. Taf. III, Fig. 13—15) größer (1,5 mm lang, 1 mm breit, die von mir gemessenen, aus dem Südharze stammenden — 1895 gesammelten — Samen waren etwas kleiner als die Voglers) und vorzüglich schwerer (0,67 mg schwer, die von mir gewogenen, aus dem Südharze stammenden, ungefähr 8 Jahre alten Samen wogen durchschnittlich nur 0,37 mg) als diese. Die Papillen, mit welchen ihre Oberfläche besetzt ist, erleichtern den Windtransport wohl nicht oder doch nur ganz unbedeutend; eher dürfte dieser bei den *Primulaceen*-Samen durch deren polyedrische Gestalt und deren — bei manchen Arten fast flügelartig vorspringende — Kanten erleichtert werden. Aber selbst wenn die Papillen des Samens von *Gypsophila repens* ein wenig zur Erleichterung des Windtransportes desselben beitragen, so ist dieser Same infolge seiner bedeutenderen Schwere wohl immer noch schwerer transportabel als die Samen der von Vogler behandelten alpinen *Primulaceen*. Daß es *Gypsophila repens* gelungen ist, sich während der letzten Eiszeit mindestens bis zum Harze auszubreiten und sich an einigen Stellen der niedrigeren Gegenden des nördlich der Alpen gelegenen Teiles Mitteleuropas zu erhalten — betreffs ihrer Verbreitung in Mitteleuropa nördlich der Alpen vergl. Schulz, Entwicklungsgeschichte der phanerogamen Pflanzendecke Mitteleuropas nördlich der Alpen. S. 241 [13] —, während die meisten alpinen Elemente hierzu nicht befähigt waren, ist ohne Zweifel darauf zurückzuführen, daß *Gypsophila repens* eine größere Anpassungsfähigkeit besaß als die letzteren. (Merkwürdigerweise besitzt nach meinen Messungen und Wägungen *Primula minima* L., welche recht

Die Hauptmasse der gegenwärtig in der Schweiz lebenden Elemente meiner ersten Gruppe ist aber doch wohl in die Schweiz nach dem Höhepunkte der letzten Eiszeit allmählich von auswärts eingewandert, und zwar aus den Ostalpen und den Südwestalpen — in denen sie teils während des Höhepunktes der Eiszeit gelebt, teils nach demselben von dem Vorlande her sich angesiedelt hatten — sowie vom nördlichen und westlichen Alpen- und Juravorlande[1]) her. Die Ausbreitung der Elemente der ersten Gruppe nach dem Höhepunkte der Eiszeit, welche schrittweise sowie in kleineren und größeren Sprüngen vor sich ging, war in den höheren Regionen der Schweiz wohl noch längst nicht bis zu den damaligen natürlichen Grenzen dieser Gewächse fortgeschritten, als die erste heiße Periode anbrach. Schon vorher in den letzten Zeiten der kalten Periode war, vorzüglich durch die Ausbreitung des Waldes, das Gebiet dieser Elemente in den niedrigeren Regionen verkleinert worden. Während der ersten heißen Periode hatten dieselben nicht nur in den niedrigeren, sondern auch in den höheren Regionen sehr zu leiden. Der Wald rückte in dieser Periode zweifellos soweit über seine gegenwärtige Grenze hinaus nach oben vor, daß, obwohl sich die Gletscher und Firnfelder gleichzeitig unter ihren heutigen Umfang verkleinerten[2]), dennoch während langer Abschnitte der Periode der diesen Gewächsen zur Verfügung stehende Raum, d. h. das eis- und firnfreie Gelände oberhalb der Waldgrenze, unbedeutender war als in der Gegenwart. Gleichzeitig drangen auch zahlreiche, zum Teil bestandbildende Sträucher und krautige Gewächse aus den niederen in die oberen Regionen ein, besiedelten die wärmeren der waldfrei bleibenden Partien derselben und vernichteten hier die bisherigen Bewohner mehr oder weniger vollständig. Diese hatten aber sicher auch direkt durch die Änderung des Klimas zu leiden. Infolge derselben verschwanden wohl nicht wenige von ihnen allmählich von zahlreichen

---

weit verbreitet ist, größere und schwerere Samen als die von Vogler untersuchten *Primula*-Arten, von denen einige eine unbedeutendere Verbreitung besitzen als *Primula minima*.)

[1]) Von den meisten derjenigen Individuengruppen der Elemente der ersten Gruppe, welche in größerer Entfernung vom Alpen- und Jura-Rande wuchsen, ist wohl keine Einwanderung in die Schweiz ausgegangen. Denn als die Eis- und Firnbedeckung der Alpen und des Juras anfing sich zu verkleinern, als diese Gebirge also in größerem Umfange für diese Gewächse bewohnbar wurden, da begann auch die Vergrößerung des Waldes in den im Umkreise der Alpen und des Juras gelegenen Gegenden. Hierdurch wurden in diesen Gegenden die Wanderungen der Elemente der ersten Gruppe, welche meist den Schatten fliehen, wahrscheinlich sehr bald recht bedeutend erschwert. Gleichzeitig wurde für diese Gewächse auch das Klima dieser Gegenden immer ungünstiger, wodurch sich ihre Neigung zu wandern mehr und mehr verminderte.

[2]) In einem Teile derjenigen Alpengruppen, welche heute Gletscher besitzen, fehlten diese während eines bedeutenden Teiles dieser Periode wahrscheinlich ganz.

ihrer Wohnstätten vollständig oder fast vollständig[1]). Wahrscheinlich blieben bis in die heutige nivale Region hinauf nur diejenigen Individuengruppen der meisten dieser Elemente erhalten, denen es gelang, sich aufs engste an die besonderen Verhältnisse ihrer Wohnstätten anzupassen. Durch die enge Anpassung erwarben sich diese Individuengruppen Eigenschaften, welche es den von ihnen abstammenden Individuen erschwerten oder sogar ganz unmöglich machten, sich an von den ursprünglichen Wohnstätten der Individuengruppen, und sei es auch nur ganz unbedeutend, abweichenden Örtlichkeiten fest anzusiedeln. Infolgedessen wurden die Wanderungen dieser Gewächse offenbar immer unbedeutender, bis sie endlich während des Höhepunktes des trockensten Abschnittes der ersten heißen Periode vielleicht fast vollständig aufhörten. Wahrscheinlich erst lange nach diesem Höhepunkte, vielleicht erst während der auf die erste heiße Periode[2]) folgenden ersten kühlen Periode[2]) begannen diese Gewächse sich wieder energischer auszubreiten. Im Verlaufe der zuletzt genannten Periode rückte die obere Waldgrenze bedeutend — weit unter ihre gegenwärtige Lage — hinab und verschwanden die während der ersten heißen Periode aus den tieferen Regionen eingewanderten Phanerogamen teils vollständig, teils fast vollständig aus den höheren Regionen. Während sich der den Elementen der ersten Gruppe zur Verfügung stehende Raum durch das Herabrücken der oberen Waldgrenze vergrößerte, verkleinerte er sich gleichzeitig wieder, und zwar bedeutend, durch die Vergrößerung der Gletscher und Firnfelder, welche sich auch in manchen derjenigen Alpengegenden bildeten, die in der Gegenwart solche nicht besitzen. Gletscher und Firnfelder breiteten sich gerade über diejenigen Örtlichkeiten aus, welche während der heißen Periode diesen Gewächsen die günstigsten Wohnplätze geboten hatten, an denen die meisten derselben lebten und an deren besondere Eigenschaften sich ihre Individuengruppen fest angepaßt hatten. Wie gesagt, begannen diese Gewächse eine energische Neuausbreitung in der alpinen Region wahrscheinlich erst in der ersten kühlen Periode. Wahrscheinlich erst während dieser verschwanden die während der ersten heißen Periode erworbenen Eigenschaften der meisten Individuengruppen ganz, oder wurden dieselben doch latent, so daß sie die Ausbreitung nicht mehr hinderten. Bei den übrigen Individuengruppen schwanden diese Eigenschaften jedoch wahrscheinlich nicht wieder; von diesen ist wohl ein großer Teil, ohne Nachkommen zu hinterlassen, im Verlaufe der ersten kühlen Periode zugrunde gegangen. Bei einer Anzahl Formen hatten

[1]) Während der Einwanderungszeit hatten sich zweifellos viele Elemente strichweise auf Böden angesiedelt, die in dieser Zeit, in welcher das Klima für diese Gewächse außerordentlich günstig war, und dieselben deshalb sehr indifferent gegen die Beschaffenheit des Bodens ihrer Wohnstätte waren, für sie durchaus geeignet waren, die ihnen aber jetzt nicht mehr genügten.

[2]) Diese Periode wird im folgenden noch näher betrachtet werden.

während der ersten heißen Periode vorzüglich in den niedrigeren Gegenden manche Individuengruppen sich an das herrschende Klima vollkommen angepaßt, ihre ursprüngliche klimatische Anpassung vollständig aufgegeben und sich darauf meist mehr oder weniger weit ausgebreitet [1]). Während der ersten kühlen Periode gingen die neuangepaßten Individuengruppen, d. h. die ursprünglichen Individuengruppen, welche sich angepaßt hatten, und deren ihnen hinsichtlich der klimatischen Anpassung gleichende Nachkommen, eines Teiles dieser Elemente wieder vollständig zugrunde; die der übrigen dieser Elemente erhielten sich nur an klimatisch begünstigsten Stellen, vorzüglich in den tieferen Regionen [2]). Auf die erste kühle Periode folgte eine zweite heiße Periode [3]). Diese war der ersten heißen Periode wahrscheinlich sehr ähnlich, doch viel unbedeutender und wohl auch kürzer als sie. Die obere Waldgrenze rückte weniger weit aufwärts und die Gletscher und Firnfelder erfuhren eine geringere Verkleinerung als in der ersten heißen Periode. Diejenigen während der ersten heißen Periode erworbenen die Ausbreitung verhindernden oder erschwerenden Eigenschaften der Elemente der ersten Gruppe, welche während der ersten kühlen Periode latent geworden waren, traten jetzt wieder mehr oder weniger stark hervor; zu ihnen kamen neue hinzu.

Auf die zweite heiße Periode folgte eine zweite kühle Periode [3]). Wiederum rückte die obere Waldgrenze unter ihre gegenwärtige Lage hinab und vergrößerten sich die Gletscher und Firnfelder über ihr heutiges Maß, doch nicht in dem Grade wie während der ersten kühlen Periode. Doch vernichtete die Vergrößerung der Gletscher und Firnfelder viele Individuengruppen, wenn auch nicht so viele wie während der ersten kühlen Periode, während welcher hierdurch in den stark vergletscherten Teilen der Alpen wahrscheinlich manche Formen vollständig, andere fast vollständig vernichtet wurden [4]). Da für diesen Verlust ein entsprechender Ersatz ausblieb, weil die oberen Regionen der einzelnen Teile der Alpen in den auf die kühlen Perioden folgenden Zeitabschnitten — in der zweiten heißen Periode und in der Jetztzeit — durch ausgedehnte Waldgebiete voneinander getrennt waren, über welche hinweg kein sehr bedeutender Transport von Keimen phanerogamischer Gewächse stattfinden konnte, so sind die meisten derjenigen Teile der Alpen, welche während der beiden kühlen Perioden [5]) stark

[1]) Vergl. S. 163, Anm. 3. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sich damals auch neue morphologische Formen — Arten — gebildet haben.

[2]) Sie verhielten sich wie Einwanderer der ersten heißen Periode.

[3]) Diese Periode wird im folgenden noch näher betrachtet werden.

[4]) Wie gesagt, wurden vorzüglich diejenigen Örtlichkeiten, welche während der beiden heißen Perioden diesen Gewächsen die günstigsten Wohnstätten darboten, von den Gletschern und Firnfeldern bedeckt, und zwar wahrscheinlich vielfach früher als es den an diesen Örtlichkeiten lebenden Gewächsen gelang, nach angrenzenden freibleibenden Stellen überzusiedeln.

[5]) Auch die nochmalige bedeutende Vergrößerung der seit ihrer Maximalausdehnung während des Höhepunktes der letzten Eiszeit schon sehr verkleinerten Gletscher der Alpen, das sog. Bühlstadium Penck-Brück-

vergletschert waren, gegenwärtig ärmer an Elementen der ersten Gruppe als die während dieser Zeitabschnitte weniger stark vergletscherten Alpenteile mit ähnlichen Höhen-, orographischen und Bodenverhältnissen[1]). Auch die Verbreitung dieser Elemente in den einzelnen Alpenteilen selbst läßt noch überall die Wirkungen der vorausgegangenen für dieselben ungünstigen Perioden erkennen. Lange bevor sich die einzelnen Elemente bis zu ihren natürlichen Grenzen auszubreiten vermocht hatten, fingen mit dem Beginne der klimatisch für sie ungünstigen Jetztzeit die Eigenschaften, welche sie sich in den heißen Perioden erworben hatten, wieder hervorzutreten[2]) und ähnliche Eigenschaften neu zu entstehen an: hierdurch wurde ihre Ausbreitung teils verlangsamt, teils vollständig aufgehoben[3])[4]).

Wie vorhin[5]) gesagt wurde, gehört die Hauptmasse von M. Jeroschs xerothermem oder meridionalem Elemente[6]) zu der

---

ners (vergl. betreffs desselben das weiter unten Gesagte), nach dessen Höhepunkte nicht wieder eine so bedeutende Ausbreitung der Elemente der ersten Gruppe stattfinden konnte wie bei dem vorausgehenden Rückzuge der Gletscher nach dem Höhepunkte der Eiszeit — der Achenschwankung Penck-Brückners —, hat ohne Zweifel zur Verarmung der Flora vieler Alpengegenden viel beigetragen.

[1]) Diese Verarmung wurde bisher in der Regel als Wirkung der Maximalausdehnung der Vergletscherung während der letzten — oder bevor man das Vorhandensein mehrerer Eiszeiten erkannt hatte, der einzigen — Eiszeit angesehen; vergl. Jerosch. a. a. O. S. 154—155.

[2]) In manchen Fällen waren diese Eigenschaften, wie gesagt, garnicht latent geworden.

[3]) Meines Erachtens läßt sich die eigentümliche lückenhafte Verbreitung der Elemente der ersten Gruppe in der alpinen Region der Alpen und des Juras, welche Jaccard, vergl. vorzüglich dessen Abhandlungen: Gesetze der Pflanzenvertheilung in der alpinen Region. (Flora. Bd. 90. 1902. S. 349 bis 377) und Lois de distribution florale dans la zone alpine, (Bulletin d. la Société Vaudoise des Sciences Natur. T. 38. 1902. S. 69—130) im wesentlichen als „das Resultat eines Konkurrenzkampfes zwischen denselben, bei dem die jetzigen ökologischen Verhältnisse den Ausschlag geben“, ansieht, nur in der oben angegebenen Weise erklären. In den oberen Regionen der höheren mitteleuropäischen Mittelgebirge finden sich dieselben Verbreitungserscheinungen, sie müssen auf dieselben Ursachen wie die entsprechenden der Alpen und des Juras zurückgeführt werden.

[4]) M. Jerosch hat ganz irrige Ansichten über die Bedeutung der Wandlungen des Klimas während der Postglazialzeit für die Bewohner der alpinen Region: „. . . . Denn, berühren die meisten dieser postglacialen Klima- und Vegetationsveränderungen auch das Gebiet oberhalb der Baumgrenze wahrscheinlich nicht merklich, sie beeinflussen das umgebende Land, das Durchzugsgebiet, der von und nach dem Gebirge wandernden Pflanzen, geben für gewisse Arten den Durchgang frei, blockieren ihn für andere und wirken so auf die Zusammensetzung auch der hochalpinen Flora“ (a. a. O. S. 56). Übrigens hat ein Durchzug von charakteristischen, meiner ersten Gruppe angehörenden Bewohnern der alpinen Region durch die niedrigeren Gegenden der Schweiz nach den höheren Gebirgsregionen derselben nach dem Beginne der ersten heißen Periode nicht mehr stattgefunden.

[5]) Vergl. S. 161, Anm. 1.

[6]) Ich halte es für das beste, wenn die von Briquet, Jerosch und anderen Schweizer Autoren gebrauchte Bezeichnung „xerothermes Element“ ganz aufgegeben wird, da sich dieses Element jener Autoren aus hinsichtlich der Anpassung an das Klima und der Zeit der Einwanderung in die Schweiz recht bedeutend von einander abweichenden Komponenten zusammensetzt (vergl. S. 161, Anm. 1). Wenn man die Bezeichnung „xerotherme

zweiten und dritten der von mir unterschiedenen vier Gruppen. Elemente dieser beiden Gruppen können, wie dargelegt wurde, in der Schweiz während des Höhepunktes der letzten Eiszeit nicht gelebt haben, sie müssen in diese also erst später eingewandert sein. Und zwar kann ihre Einwanderung und Ansiedlung nicht schon stattgefunden haben, als das Klima am Ausgange der Eiszeit[1]) zum Zustande des der Jetztzeit zurückgekehrt war, sondern erst, als es einen wesentlich anderen Charakter angenommen hatte. Die Ansiedlung der Elemente der zweiten Gruppe[2]) in der Schweiz und in Mitteleuropa überhaupt kann nur in einem Zeitabschnitte, dessen Sommer viel trockener und heißer und dessen Winter viel trockener und kälter als die der Jetztzeit waren, stattgefunden haben. Das[3]) mitteleuropäische Gebiet jedes Elementes dieser Gruppe besitzt zahlreiche kleinere und größere — das manches Elementes eine oder mehrere 100 und mehr Kilometer weite[4]) — natürliche, d. h. nicht erst durch den Menschen geschaffene Lücken. Es ist nicht denkbar, daß die meisten dieser Elemente die größeren ihrer Gebietslücken, vorzüglich diejenigen, welche eine Ausdehnung von mehr als hundert Kilometern besitzen, bei ihrer Einwanderung übersprungen haben. Denn ihre Keime können weder vom Winde in bedeutendere Höhen erhoben, in diesen lange schwebend erhalten und dabei weit fortgeführt werden[5]), noch besitzen sie besondere Einrichtungen, durch welche sie sich Tieren, die

---

Periode" beibehalten will, so muß man sie auf denjenigen Abschnitt meiner ersten heißen Periode oder — mit entsprechendem Zusatze — meiner ersten und meiner zweiten heißen Periode beschränken, welchen ich als den trockensten Abschnitt derselben bezeichnet habe.

[1]) Zur letzten Eiszeit rechne ich in dieser Abhandlung auch den Zeitabschnitt der Achenschwankung, den des Bühlstadiums — vergl. betreffs dieser S. 181, Anm. 4 — sowie den Zeitraum zwischen letzterem und dem weiter unten S. 186, Anm. 1 angegebenen Beginne der ersten heißen Periode.

[2]) D. h. derjenigen Formen, welche hauptsächlich oder ausschließlich in Gegenden wachsen, deren Sommer trockener und wenigstens in einigen Monaten ebenso warm oder wärmer, deren Winter trockener und kälter sind als diejenigen der niederen Gegenden des mittleren Elbegebietes, sowie der diesen Formen hinsichtlich der Anpassung an das Klima entsprechenden Individuengruppenreihen von Formen mit weiterer Anpassung an das Klima. Auch zu dieser Gruppe gehören Formen, welche erst in Mitteleuropa entstanden sind. Bei manchen Elementen kann man im Zweifel sein, ob sie zur zweiten oder dritten Gruppe gehören.

[3]) Vergl. betreffs des folgenden meine Abhandlungen: Entwicklungsgeschichte der phanerogamen Pflanzendecke Mitteleuropas nördlich der Alpen. S. 308—315. [80—87]. Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen Flora u. Pflanzendecke Skandinaviens. S. 88—97. [32—41] und Studien über die phanerogame Flora u. Pflanzendecke des Saalebezirkes. I. S. 4 u. f.

[4]) Von den in der Schweiz wachsenden Formen dieser Gruppe besitzen z. B. *Adonis vernalis* L. und *Astragalus exscapus* L. — beide nur im Wallis, ersterer ausführlich behandelt in Schulz, Entwicklungsg. d. phan. Pflanzendecke Mitteleuropas. S. 342—350. [114—122] — in Mitteleuropa sehr weite Gebietslücken.

[5]) Hierzu sind höchstens ganz besonders starke Stürme imstande; diese sind aber doch wohl so seltene Erscheinungen, daß sie nur eine ganz untergeordnete Bedeutung für die Ausbreitung dieser Elemente besitzen.

weite Wanderungen ausführen, vorzüglich Vögeln[1]) so fest anheften können, daß sie von diesen weithin verschleppt werden können[2]). Außerdem wächst die Mehrzahl der Elemente an Örtlichkeiten[3]), an denen sich nur selten Gelegenheit bietet, daß sich ihre Keime mittels zäher Bodenmasse oder Fadenalgen oder, falls die Keime sehr leicht sind, allein mittels Wassers an den Körper von Tieren, vorzüglich von Vögeln, so fest anheften können, daß sie von diesen über ausgedehnte Gebiete hinweggetragen werden können[4]). Die meisten Elemente der zweiten Gruppe müssen also wenigstens die Mehrzahl ihrer größeren Gebietslücken schrittweise und in kleinen Sprüngen[5]) durchwandert haben, d. h. sie müssen an einer mehr oder weniger großen Anzahl nicht sehr weit voneinander entfernter Stellen auf dem Raume derselben gelebt haben. Eine solche Wanderung würde nun am Schlusse der letzten Eiszeit, als das Klima den Charakter des der Jetztzeit angenommen hatte, für die trockenen oder doch nur periodisch nassen unbeschatteten oder schwach beschatteten Boden bewohnenden von diesen Elementen — die Hauptmasse derselben — selbst in dem Falle, daß sie damals zu einer weiten Wanderung geneigt gewesen wären, ganz unmöglich gewesen sein. Denn damals waren, darüber kann kein Zweifel bestehen, ihre größeren Gebietslücken ganz oder doch auf Strecken von einer so bedeutenden Ausdehnung, daß sie von diesen Gewächsen nicht übersprungen werden können, mit dichten, schattigen Wäldern, dichten Gesträuchen, nassen Niederungen und Mooren bedeckt; damals besaßen die außerdem mit dichtem Walde bedeckten Gebirge, welche manche der Lücken durchziehen, ein kaltes, nasses, für diese Gewächse ganz ungeeignetes Sommerklima; und außerdem war der Boden der größeren Lücken vieler Elemente damals — wie noch gegenwärtig — überall oder doch auf von diesen nicht überspring-

---

1) Die meisten derjenigen Keime von Elementen dieser Gruppe, welche von Tieren, die weitere Wanderungen ausführen, gefressen werden, verlieren in deren Digestionskanale die Keimkraft. Wohl nur in ganz vereinzelten Fällen kommt es vor, daß sie, bevor sie die Keimkraft verloren haben, wieder aus dem Digestionskanale heraus und an eine für ihre Entwickelung geeignete Stelle gelangen. Diese dürfte sich meist nicht weit von der Wohnstätte der Mutterpflanze der Keime befinden.

2) Daß die Keime der Mehrzahl der Elemente dieser Gruppe über die meisten Gebietslücken dieser Elemente nicht mit Hilfe des strömenden Wassers gelangt sein können, das läßt schon die Lage dieser Gebietslücken erkennen. Aber auch an einen Wassertransport über die für einen solchen günstig gelegenen Lücken läßt sich in den meisten Fällen nicht denken; vergl. Schulz, Entwicklungsg. d. phan. Flora u. Pflanzendecke Skandinaviens. S. 90. [34].

3) An solchen Örtlichkeiten halten sich außerdem nur selten Tiere auf, die weite Wanderungen unternehmen.

4) Nur bei einer beschränkten Anzahl Elemente dieser Gruppe besitzen die Keime besondere Einrichtungen für einen weiten Transport durch die genannten Agentien. Die Gebietslücken dieser Elemente können also ursprüngliche sein.

5) Betreffs dieser Begriffe vergl. Schulz, Entwicklungsgesch. d. phan. Pflanzendecke Mitteleuropas. S. 238. [10].

baren Strecken infolge seiner chemischen oder physikalischen Eigenschaften für diese ungeeignet. Überdies waren aber diese Elemente, wenigstens zum großen oder sogar zum größten Teile, damals wahrscheinlich gar nicht zu weiten Wanderungen geneigt. Auch gegenwärtig zeigen wohl die meisten von ihnen[1]) in Mitteleuropa wenig oder gar keine Neigung sich auszubreiten, trotzdem die Ausbreitungsbedingungen für sie in vielen Strichen dieses Gebietes durchaus günstig sind. Es läßt sich diese Erscheinung ebenso wie die gleiche bei den vorhin behandelten Elementen der ersten Gruppe nur durch die Annahme erklären, daß sich die Individuengruppen der betreffenden Elemente fest an die besonderen Eigenschaften ihrer Wohnstätten angepaßt und dadurch Eigenschaften erworben haben, welche die feste Ansiedlung der von ihnen abstammenden Individuen selbst an Stellen, die nur ganz unbedeutend von den ursprünglichen Wohnstätten der Individuengruppen abweichen, sehr erschweren oder ganz verhindern[2]). Diese feste Anpassung der Individuengruppen kann nur in einer oder in mehreren, für diese Elemente sehr ungünstigen Perioden, also in den beiden kühlen Perioden, stattgefunden haben. Ebenso sehr, wenn nicht sogar noch mehr als in Mitteleuropa während der beiden kühlen Perioden müssen diese Gewächse aber in denjenigen Gegenden, aus denen ihre zur festen Ansiedlung führende Einwanderung in Mitteleuropa ihren Ausgang nahm, in Ungarn, den untersten Donauländern und im südlichen europäischen Rußland, während der letzten Eiszeit gelitten haben. Es ist deshalb die Annahme durchaus zulässig, daß sie[3]) sich während dieser Zeit in den genannten Ländern durch feste Anpassung an die besonderen Eigenschaften ihrer Wohnstätten ähnliche Eigenschaften erwarben wie in Mitteleuropa während der kühlen Perioden, und daß sie infolgedessen, als das Klima dieser Länder den Charakter des jetzt in denselben herrschenden angenommen hatte, in denselben ebenso wenig wie gegenwärtig in Mitteleuropa zu einer energischen Ausbreitung imstande waren. Diese die Ausbreitung dieser Elemente der zweiten Gruppe erschwerenden oder verhindernden Eigenschaften konnten wohl erst bei der Herrschaft eines Klimas, welches für diese Gewächse wesentlich günstiger als das der Gegenwart, d. h. bedeutend kontinentaler als dieses war, schwinden oder latent werden. Es läßt sich jedoch nicht sagen, in welchem Maße sich das Klima in dieser Richtung ändern mußte, damit es einen solchen günstigen Einfluß auf diese Gewächse ausübte. Dagegen läßt eine Betrachtung der Gebiets-

[1]) Das gleiche scheint auch bei den meisten übrigen Elementen dieser Gruppe der Fall zu sein.

[2]) In manchen Fällen besitzt eine mehr oder weniger große Reihe von Individuengruppen eines Elementes eine oder mehrere Eigenschaften, welche den übrigen Individuengruppen des betreffenden Elementes abgehen. (Wenn sich diese Reihe von den übrigen Individuengruppen stärker abhebt, so muß sie natürlich als besondere Form betrachtet werden.)

[3]) Das gleiche müssen wir von den übrigen Elementen dieser Gruppe annehmen.

lücken der letzteren und der Wanderungshindernisse auf diesen erkennen, in welchem Maße sich das Klima Mittel- und Südosteuropas in dieser Richtung mindestens geändert haben muß, damit dieses Gebiet für diese Gewächse wegsam wurde. Das Klima muß mindestens so extrem kontinental geworden sein, daß durch das ganze Gebiet hindurch auf weiten untereinander zusammenhängenden Strichen die Wälder teils vollständig schwanden, teils sich sehr lichteten sowie die Niederungen und Moore größtenteils austrockneten, daß zahlreiche kleinere Ströme des Gebietes dauernd oder periodisch austrockneten und die meisten übrigen Ströme desselben periodisch sehr wenig Wasser führten, daß die Gebirge des Gebietes wenigstens in den tieferen Tälern, welche ihre dichte Waldbedeckung verloren, ein für diese Gewächse günstiges Klima erhielten, und daß die trockenen Boden bewohnenden krautigen und strauchigen Ansiedler der letzten Eiszeit in den niedrigeren Regionen des Gebietes mehr oder weniger geschwächt und die meisten von ihnen hier auf weiten Strichen vollständig vernichtet wurden, so daß sie die neuen Einwanderer nicht mehr an der Wanderung verhindern konnten. Das Klima des nördlich der Alpen gelegenen Teiles Mitteleuropas muß also wohl mindestens einen Charakter angenommen haben, wie ihn gegenwärtig das Klima der Steppengebiete des südlichen europäischen Rußlands besitzt, und der kontinentale Charakter des Klimas des südöstlichen Europas muß eine entsprechende Verschärfung erfahren haben. Wahrscheinlich waren schon, bevor die Wandlung des Klimas bis zu diesem Punkte fortgeschritten war, die die Ausbreitung erschwerenden oder verhindernden Eigenschaften der einzelnen Individuengruppen vollständig geschwunden oder latent geworden, und auch die gesamten Individuengruppen der einzelnen Elemente gegen manche wichtige Eigenschaften des Bodens, z. B. den Kalkgehalt desselben, nicht nur in Südosteuropa, sondern auch in Mitteleuropa fast ganz indifferent geworden.

Wir müssen somit annehmen [1]), daß in Mitteleuropa nach dem Ausgange der letzten Eiszeit während eines wahrscheinlich sehr langen Zeitabschnittes ein Klima geherrscht hat, welches bedeutend kontinentaler war als das der Gegenwart. Während

---

[1]) Betreffs weiterer Gründe für die Annahme eines solchen Zeitabschnittes vergl. Schulz, Entwicklungsgesch. d. gegenw. phan. Flora u. Pflanzendecke Skandinaviens. S. 96. [40] u. f.

Von verschiedenen Forschern, so z. B. von Engler bei der Besprechung meiner Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke Skandinaviens in Englers Jahrbüchern (30. Bd. 3. Heft. 1901), wird die Annahme eines postglazialen Zeitabschnittes mit extrem kontinentalem Klima zur Erklärung der gegenwärtigen Verbreitung der Elemente der zweiten Gruppe im nördlicheren Europa für unnötig gehalten: „Mir scheint bei allen diesen Fragen immer festzuhalten, daß es sowohl in den feuchten wie in den trockenen Perioden Standorte für die hygrophilen und solche für die xerophilen Pflanzen der nördlich gemäßigten Zone gegeben hat und daß beiderlei Pflanzen gleichzeitig einwandern konnten, sobald nur offenes Terrain dargeboten war“ (Engler a. a. O.). Wenn das Vorhandensein von offenem Terrain die alleinige Ursache der Wanderungen

des Höhepunktes dieses Zeitabschnittes muß das Klima des nördlich der Alpen gelegenen Teiles Mitteleuropas mindestens so extrem kontinental gewesen sein wie das gegenwärtig in den südrussischen Steppengegenden herrschende Klima. Damals müssen in Mitteleuropa nördlich der Alpen ausgedehnte untereinander zusammenhängende Striche von Niederösterreich und dem Weichselgebiete bis zum Rheine einen Charakter besessen haben, wie ihn gegenwärtig die südrussischen Steppen besitzen, und an diese mitteleuropäischen Steppen müssen sich im Süden Striche von ähnlicher Beschaffenheit angeschlossen haben, welche sich weit in die Alpenländer — in die Schweiz hauptsächlich längs des Inns, des Rheines und in dem breiten Tale zwischen den Alpen und dem Jura — hinein erstreckten[1])[2]).

Auf diesen großen Talwegen wanderte damals die Hauptmasse der trockenen oder nur periodisch nassen unbeschatteten oder schwach beschatteten Boden bewohnenden Elemente dieser

---

der genannten Pflanzengruppen im nördlicheren Europa gewesen wäre, so würde meines Erachtens die Verbreitung derselben in diesem wesentlich von der gegenwärtigen abweichen, und es würden noch gegenwärtig im nördlicheren Europa ununterbrochen bedeutende Wanderungen dieser Gewächse stattfinden, da offenes Terrain hier in weiter Ausdehnung vorhanden ist und ununterbrochen von neuem entsteht.

[1]) In dieser Zeit fand in Mitteleuropa wiederum, wie schon in mehreren der letzten Eiszeit vorausgehenden trockenen Perioden, wenn auch längst nicht in dem Maße wie in diesen, Ablagerung von Löß statt. Postglazialer wohl meist aus dieser Zeit stammender — subaërischer — Löß wurde in verschiedenen Teilen des Alpengebietes nachgewiesen, in der Schweiz z. B. im St. Galler Rheintale (vergl. Früh, Der postglaciale Löß im St. Galler Rheinthal mit Berücksichtigung der Lößfrage im allgemeinen. Vierteljahrsschrift d. Naturf. Gesellschaft in Zürich. Jahrg. 44. (1899). S. 157—191; vergl. hierzu Gutzwiller, Zur Altersfrage des Löß. (Verhandlungen d. Naturf. Gesellschaft in Basel. Bd. 13. 1902. S. 271—286 (285—286), und Penck in Penck u. Brückner, Die Alpen im Eiszeitalter. 5. Lief. (1903). S. 440), und im Rhonetale (vergl. Früh: Über postglacialen, intramoränischen Löß (Löß-Sand) im Schweizerischen Rhonethal. (Eclogae geologicae Helvetiae. Bd. 6. Nr. 1 1899). In dem nördlich der Alpen gelegenen Teile Mitteleuropas wurde aus postglazialer Zeit stammender — echter subaërischer — Löß, wie es scheint, noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Es wird sich derselbe in diesem Gebiete auch schwer nachweisen lassen, da hier während der letzten Eiszeit die interglazialen Löße nicht eine so weitgehende Zerstörung erlitten haben wie in den in dieser Zeit so bedeutend vergletscherten Alpentälern.

Früh (Der postgl. Löß usw., a. a. O. S. 189) scheint „kein Grund vorhanden zu sein, für die Alpenthäler eine größere Klimaschwankung im Sinne eines dauernden Steppenklimas anzunehmen", und M. Jerosch schließt sich ihm (a. a. O. S. 150) an. Meines Erachtens kann jedoch die Ablagerung so bedeutender Lößmassen nur bei einem sehr trockenen Klima stattgefunden haben. Die sonstige Beschaffenheit des Klimas der postglazialen Lößbildungszeit läßt sich aus dem in dieser gebildeten Löße allerdings nicht sicher erkennen.

(M. Jerosch befindet sich in einem Irrtume, wenn sie (a. a. O. S. 48) mit Credner den jüngeren Löß der rheinischen Geologen in die Postglazialzeit verlegt; seine Ablagerung fällt, wenigstens in der Hauptsache, in die Zeit zwischen der Riß- und der Würm-Eiszeit Penck-Brückners. Vergl. hierzu auch Schulz, Entwicklungsgesch. d. phan. Flora u. Pflanzendecke Skandinaviens. S. 79—81. [23—25] u. 215—217 [159—161]).

Gruppe in die Schweiz ein[1]. Aus den Haupttälern drangen diese Gewächse in die Nebentäler ein: so wanderte z. B. eine bedeutende Anzahl von ihnen aus dem Tale zwischen den Alpen und dem Jura, welches von diesen Elementen hauptsächlich oder vielleicht sogar ausschließlich von Norden, vom Rheine her, besiedelt wurde, rhoneaufwärts[2].

Außer den vorstehend betrachteten Elementen gehören zu der zweiten Gruppe aber auch Bewohner des stärker beschatteten, sowie solche des dauernd nassen Bodens. Für diese Gewächse müssen Verhältnisse, wie sie während des Höhepunktes der Steppenzeit, der günstigsten Zeit für die Wanderungen der übrigen Elemente dieser Gruppe, in Mitteleuropa herrschten, sehr ungünstig sein. Ihre Einwanderung und Ausbreitung können nur in den gemäßigteren Teilen dieses Zeitabschnittes stattgefunden haben; wahrscheinlich gingen sie hauptsächlich im ersten Teile desselben vor sich. Während des Höhepunktes der Steppenzeit verloren diese Gewächse sicher wieder einen großen Teil ihres mitteleuropäischen Gebietes, worauf während des letzten gemäßigten Teiles dieses Zeitabschnittes eine Neuausbreitung derselben stattfand[3].

[1]) Auf die Art des Wanderns der einzelnen Elemente will ich nicht eingehen.

[2]) Eine genaue Feststellung der Einwanderungs- und Ausbreitungsstraßen der einzelnen dieser Elemente ist gegenwärtig nicht mehr möglich, da das Gebiet jedes einzelnen Elementes in der Folgezeit zu bedeutende Änderungen erfahren hat. Dies gilt nicht nur für die Alpenländer, sondern auch für den nördlich der Alpen gelegenen Teil Mitteleuropas; ich habe hierauf schon häufig hingewiesen (vergl. auch S. 180—181).

[3]) M. Jerosch hält (a. a. O. S. 57 u. 155), wie bereits gesagt wurde, das Vorhandensein eines postglazialen Zeitabschnittes mit extrem kontinentalem Klima, einer postglazialen xerothermen Periode, für sehr wahrscheinlich, glaubt aber (a. a. O. S. 148), daß diese Frage als noch nicht mit voller Sicherheit gelöst betrachtet werden muß und (a. a. O. S. 149) erst nach langwierigen und vorurteilslosen Spezialstudien zu lösen sein wird. Leider hat sie es unterlassen, auf die Art dieser von ihr für nötig erachteten „vorurteilslosen" Spezialstudien näher einzugehen. Nach ihrer Meinung (vergl. a. a. O. S. 149—150) kann die heutige Artenverteilung als direkt beweisend für das Vorhandensein einer postglazialen xerothermen Periode nicht angesehen werden. Dagegen scheinen ihr die Forderung einer solchen Periode besonders zu unterstützen: „die Funde von Schweizersbild; die intermoränischen Löße des schweizerischen Rhein- und Rhonetals; die aus der skandinavischen Quartärforschung sich ergebenden Resultate; die Beziehung zwischen den Urstromtälern und der Steppeninvasion in Mittel- und Norddeutschland; die xerothermen Insektenkolonien in der Schweiz". Daß sich aus den schweizerischen postglazialen Lößablagerungen nur schließen läßt, daß zur Zeit ihrer Bildung in der Schweiz ein sehr trockenes Klima herrschte, die sonstige Beschaffenheit des damaligen Klimas aber nicht sicher erkennen läßt, habe ich schon vorhin gesagt. Die Resultate der skandinavischen Quartärforschung haben, wie ich in meiner Schrift „Über die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke der Skandinavischen Halbinsel und der benachbarten Schwedischen und Norwegischen Inseln" dargelegt habe, für sich allein nur recht geringe Bedeutung für die Beurteilung der Wandlungen des Klimas in der postglazialen Zeit. Das gleiche muß von der Schweizersbildablagerung gesagt werden (vergl. S. 179). Daß sich aus der Beziehung zwischen den Urstromtälern und der Steppeninvasion in Mittel- und Norddeutschland, die übrigens von den Autoren sehr übertrieben worden ist, garnichts betreffs der Wandlungen des Klimas der Postglacialzeit erschließen

Ein ganz anderes Klima als während der Zeit der Einwanderung der Elemente der zweiten Gruppe in die Schweiz

---

läßt, werde ich im folgenden zeigen. Sehr eigenartig ist es, daß M. Jerosch den „xerothermen" Insektenkolonien in der Schweiz (vergl. betreffs dieser: O. Stoll, Über xerothermische Relikten in der Schweizer Fauna der Wirbellosen. — Festschrift d. Geographisch-ethnographischen Gesellschaft in Zürich. (1901). S. 145—208) eine so große Bedeutung für die Beantwortung der Frage nach dem Vorhandensein einer postglazialen Steppenzeit zuschreibt. Denn ein Teil dieser Insekten, und zwar die wichtigsten derselben, haben sich in der Schweiz sicher nicht während der postglazialen Steppenzeit, sondern gleichzeitig mit den Elementen meiner dritten Gruppe angesiedelt. Diese letzteren Insekten können also nicht als „xerotherm" bezeichnet werden.

M. Jerosch bezeichnet ihren postglazialen xerothermen Zeitabschnitt mehrfach (so a. a. O. S. 53, 56—57 u. 163) als Alactaga-Periode. Diese Bezeichnung ist ganz unzulässig, denn Reste von *Alactaga* sind weder in der Ablagerung beim Schweizersbilde unweit Schaffhausen (vergl. Nehring in Nüesch, Das Schweizersbild, eine Niederlassung aus palaeolithischer und neolithischer Zeit. — Neue Denkschriften d. allg. Schweizerischen Gesellschaft f. d. gesammten Naturwissenschaften Bd. 35. 1. Aufl. 1896. S. 50. 2. Aufl. 1901. S. 170), noch in einer anderen sicher aus postglazialer Zeit stammenden mitteleuropäischen Ablagerung gefunden worden; alle bekannten mitteleuropäischen Reste dieses Nagers (vergl. betreffs derselben Nehring, Über Alactaga saliens fossilis Nehring (= Alactaga jaculus fossilis Nhrg. — Neues Jahrbuch f. Mineralogie usw. 1898. Bd. 2. S. 1—38) stammen bestimmt aus älterer Zeit oder lassen sich nicht sicher datieren. Es ist diese unzulässige Bezeichnung darauf zurückzuführen, daß M. Jerosch wie zahlreiche andere Schriftsteller die postglaziale Steppenzeit nicht scharf von ähnlichen vor die letzte Eiszeit fallenden Zeitabschnitten trennt.

Anders als M. Jerosch stellt sich J. Briquet zu der Frage nach der Existenz eines postglazialen, durch extrem kontinentales Klima ausgezeichneten Zeitabschnittes. Er hält dessen Existenz für völlig sicher: „de toutes les phases de l'histoire récente de la flore d'Europe, il en est peu qui soient mieux établies et dont on saisisse plus facilement les conséquences que la période xérothermique: et pourtant, sa découverte date à peine de quelques années" (Recherches sur la flore du district savoisien et du district jurassique franco-suisse. (Englers Jahrbücher Bd. 13. 1890. S. 47 u. f. [90]), trennt ihn aber nicht von ähnlichen interglazialen Zeitabschnitten. (Die neuere Abhandlung Briquets über diesen Gegenstand: Les colonies végétales xérothermiques des Alpes lémaniennes. Une contribution à l'histoire de la période xérothermique. (Bulletin d. la Murithienne, Soc. Valaisanne d. Sciences Natur. XXVII. u. XXVIII. 1898/1899), vermag ich leider nicht zu berücksichtigen, da sich das Bulletin in keiner mir zugänglichen Bibliothek befindet und ich weder den betreffenden Band desselben noch die Abhandlung allein durch den Buchhandel oder vom Verfasser selbst erhalten konnte.)

Beide, J. Briquet sowohl als auch M. Jerosch, verlegen in diesen postglazialen, durch extrem kontinentales Klima ausgezeichneten Zeitabschnitt, welchen ersterer (a. a. O. S. 92) „période xérothermique" nannte, nicht nur die Einwanderung der Elemente meiner zweiten Gruppe, sondern auch die der Elemente meiner dritten Gruppe und die einer Anzahl Elemente meiner ersten Gruppe (vergl. hierzu M. Jerosch, a. a. O. S. 149 sowie 134—135 u. 147—148, wo eine Anzahl dieser Gewächse aufgeführt ist), welche beiden letzteren Gruppen doch in ganz anderen Zeitabschnitten als die zweite Gruppe in die Schweiz eingewandert sein müssen. Wenn der Ausdruck „xerotherme Periode" einen Sinn haben soll, so darf man ihn, wie schon gesagt wurde, nur zur Bezeichnung der Einwanderungszeit der Elemente meiner zweiten Gruppe — die allein als „xerotherme" Phanerogamen bezeichnet werden können —, also des trockensten Abschnittes meiner ersten heißen Periode, oder — als erste und zweite xerotherme Periode — zur Bezeichnung dieses Zeitabschnittes und des entsprechenden Abschnittes meiner zweiten heißen Periode verwenden. Vergl. auch S. 169 Anm. 6.

Auf die Ansichten von Kerner, v. Wettstein, Engler, Chodat und Pampanini (vergl. S. 160 Anm. 6), welche die Ansiedlung eines Teiles

muß während der Zeit der Einwanderung der Elemente der dritten Gruppe[1]) in diese in Mitteleuropa geherrscht haben[2]). Auch die Gebiete dieser Elemente besitzen zahlreiche größere und kleinere Lücken. Wie die meisten Elemente der zweiten Gruppe und aus demselben Grunde können auch die meisten Elemente der dritten Gruppe die größeren ihrer Gebietslücken nicht übersprungen haben[3]). Die meisten dieser Elemente müssen also ihre größeren Gebietslücken schrittweise und in kleinen Sprüngen durchwandert haben. Eine solche Wanderung würde am Schlusse der Eiszeit bei einem Klima, wie es gegenwärtig herrscht, für die trockenen oder nur periodisch nassen unbeschatteten oder schwach beschatteten Boden bewohnenden von diesen Elementen ebenso und aus demselben Grunde wie für die entsprechenden Elemente der zweiten Gruppe ganz unmöglich gewesen sein, selbst wenn sie hierzu geneigt gewesen wären. Wie die Elemente der zweiten Gruppe besaßen sie damals aber wohl wenig Neigung zu weiten Wanderungen. Auch gegenwärtig scheinen sich die meisten von ihnen in Mitteleuropa nicht oder doch nur sehr unbedeutend auszubreiten, trotzdem vielerorts die Ausbreitungsbedingungen für sie sehr günstig sind. Auch bei ihnen haben sich offenbar die meisten Individuengruppen während ungünstiger Zeitabschnitte[4]) fest an die Verhältnisse ihrer Wohnstätten angepaßt und dabei Eigenschaften erworben, welche in der Gegenwart ihre Ausbreitung erschweren oder ganz verhindern. Ähnliche, die Ausbreitung hindernde

---

der Elemente meiner zweiten Gruppe in Mitteleuropa in die letzte Interglazialzeit verlegen und diese Ansiedlungszeit mit der Zeit der Ablagerung des sog. jüngeren Lößes oder sogar des Lößes schlechthin, der Bildung der Höttinger Breccie und ähnlicher interglazialer Vorgänge identifizieren, werde ich, wie gesagt, an einer anderen Stelle näher eingehen.

M. Jeroschs Behauptung (a. a. O. S. 68, dazu S. 139—140): „Gradmann hält aber auch dafür, daß die letzte Steppen- und Lößzeit nach der dritten Glacialzeit (also in unserem Sinne postglacial) anzusetzen sei, eine Meinung, von der sich Schulz in seinem neueren Werk [gemeint ist die Entwicklungsgeschichte d. gegenw. phan. Flora und Pflanzendecke Skandinaviens] losgesagt hat, ein Wechsel, der denjenigen, der die Motivierung des früheren Standpunktes und die auf ihm fußenden Teile der betreffenden Abhandlung gelesen hat, befremden wird", zeigt, wie schlecht sie meine Schriften kennt. Ähnliche leichtfertige Behauptungen derselben will ich unerwähnt lassen.

[1]) D. h. derjenigen Formen, welche hauptsächlich oder ausschließlich in Gegenden wachsen, deren Winter gemäßigter, deren Sommer ebenso warm oder wärmer, aber meist nicht oder nicht bedeutend trockener sind als diejenigen der niedrigeren Gegenden des mittleren Elbegebietes, sowie der diesen Formen hinsichtlich der klimatischen Anpassung entsprechenden Individuengruppenreihen von Formen mit weiterer Anpassung an das Klima. Auch zu dieser Gruppe gehören Formen, welche erst in Mitteleuropa entstanden sind.

[2]) Vergl. S. 170, Anm. 3.

[3]) Vergl. S. 170, Anm. 4.

[4]) Diese ungünstigen Zeitabschnitte waren offenbar nicht nur die beiden kühlen Perioden, sondern auch die trockensten Abschnitte der beiden heißen Perioden.

oder erschwerende Eigenschaften hatten sich die Individuengruppen dieser Elemente ohne Zweifel während der letzten Eiszeit in denjenigen Gegenden, aus denen sie nach dem Ausgange dieser Periode nach Mitteleuropa gewandert sind, also im südlicheren Frankreich, vorzüglich im südlicheren Teile des Rhonegebietes, in denen sie während jener Zeit in ähnlicher Weise zu leiden hatten wie später in Mitteleuropa während der kühlen Perioden, erworben. Sie konnten sich deshalb, als das Klima der genannten Gegenden am Ausgange der Eiszeit den Charakter des jetzt in denselben herrschenden Klimas angenommen hatte, in diesen ebensowenig energisch ausbreiten wie gegenwärtig in Mitteleuropa. Die ungünstigen Eigenschaften der Individuengruppen konnten wohl erst unter der Herrschaft eines Klimas mit wesentlich wärmeren Sommern und Wintern, als sie gegenwärtig in jenen Gegenden vorhanden sind, schwinden oder latent werden. Es läßt sich aber nicht angeben, in welchem Maße die Wärme des Sommers zunehmen und die Kälte des Winters abnehmen mußten, um einen solchen günstigen Einfluß auf diese Elemente der dritten Gruppe auszuüben. Dagegen läßt wie bei der zweiten Gruppe eine Betrachtung der Gebietslücken und der Wanderungshindernisse auf diesen erkennen, wie bedeutend die Änderung des Klimas Südwest- und Mittel-Europas mindestens gewesen sein muß, damit dieses Gebiet für die trockenen oder nur periodisch nassen unbeschatteten oder schwach beschatteten Boden bewohnenden Elemente der dritten Gruppe wegsam wurde. Es müssen die Sommer mindestens so warm geworden sein, daß auf weiten untereinander zusammenhängenden Strichen durch das ganze Gebiet hindurch die Wälder von dem stark besonnten flachgründigen Boden ganz oder fast ganz schwanden und auf tiefgründigerem Boden sich mehr oder weniger lichteten sowie die Niederungen und Moore ganz oder fast ganz austrockneten, daß die Ströme des Gebietes im Sommer wenigstens periodisch wenig Wasser führten, zum Teil sogar austrockneten, daß die Gebirge des Gebietes wenigstens in ihren tieferen Tälern ein für diese Gewächse günstiges Klima erhielten, und daß die den trockenen unbeschatteten Boden des Gebietes bewohnenden strauchigen und krautigen Ansiedler der letzten Eiszeit so weit geschwächt oder vernichtet wurden, daß sie die Ausbreitung der neuen Einwanderer nicht mehr hindern konnten. Es müssen also eine sehr bedeutende Zunahme der Sommerwärme und eine entsprechende Abnahme der Winterkälte stattgefunden haben. Meines Erachtens kann das Klima der heute wärmsten Striche nördlich der Alpen zuletzt wohl kaum ungünstiger gewesen sein als das gegenwärtig in den unteren Rhonegegenden herrschende. Wahrscheinlich waren bereits, bevor die Zunahme der Sommerwärme und die Abnahme der Winterkälte bis zu diesem Grade fortgeschritten waren, die die Ausbreitung dieser Elemente erschwerenden oder verhindernden Eigenschaften ihrer einzelnen Individuengruppen geschwundenen oder latent geworden, und die gesamten Individuengruppen der einzelnen

dieser Elemente gegen manche wichtigen Eigenschaften des Bodens, z. B. den Kalkgehalt desselben, sehr indifferent geworden[1]).

Man muß also annehmen, daß in den Zeitraum vom Ausgange der letzten Eiszeit bis zur Gegenwart außer dem vorhin behandelten durch extrem kontinentales Klima ausgezeichneten Zeitabschnitte[2]) auch ein Zeitabschnitt fällt, während welches Mitteleuropa ein wesentlich wärmeres Sommer- und Winterklima besaß als in der Jetztzeit[3]). Wie folgen nun diese beiden so verschiedenartigen Zeitabschnitte aufeinander, und wie schließt sich der erste von beiden an die vorausgehende — letzte — Eiszeit an? M. Jerosch — welche die Warme Zeit nicht kennt — ist wie zahlreiche andere Schriftsteller[4]) der Meinung, daß die Steppenzeit sehr bald auf den Rückzug der Gletscher der letzten Eiszeit gefolgt ist[5]), wenn sie auch nicht zu glauben scheint[6]), daß die Zwischenzeit zwischen beiden so kurz war, wie es manche, in erster Linie Nehring, annehmen. M. Jerosch stützt sich bei ihrer Annahme einer nur kurzen Zwischenzeit zwischen dem Rückzuge der Gletscher der letzten Eiszeit und der postglazialen Steppenzeit auf die Resultate der Untersuchung der Ablagerung am Schweizersbilde bei Schaffhausen[7]), auf die der Untersuchung der Schweizerischen Löße[8]) und auf die Untersuchungen Loews über Pflanzenwanderungen im norddeutschen Tieflande[9]). Die Schweizersbildablagerung[10]) und ihre Bedeutung für die Beurteilung der Wandlungen des Klimas Mitteleuropas während der seit dem Höhepunkte der letzten Eiszeit verflossenen Zeit habe ich schon mehrfach eingehend behandelt[11]). Ich habe nachgewiesen[12]), daß diese Ablagerung nur einen sehr geringen Wert für die Beurteilung dieser Wandlungen besitzt, und daß aus ihr keineswegs, wie es

---

1) Die Einwanderung der Elemente dieser Gruppe in die Schweiz erfolgte teils aus Südwesten, teils aus Südosten. Die Einwanderungs- und Ausbreitungswege der meisten von ihnen lassen sich im einzelnen nicht mehr feststellen.

2) Ich will diesen Zeitabschnitt im folgenden stets als Steppenzeit bezeichnen.

3) Ich will diesen Zeitabschnitt im folgenden als Warme Zeit bezeichnen.

4) Ich will hier auf die Ansichten dieser Schriftsteller nicht eingehen.

5) Sie sagt a. a. O. S. 55: „Ein gar zu langer Zeitraum wird . . zwischen dem Gletscher-Rückzug und ihrer [d. h. der Löße des Schweizer Rheintales] Bildung kaum verflossen sein können."

6) A. a. O. S. 55—56. Ihre Darstellung ist leider sehr unklar.

7) A. a. O. S. 50.

8) A. a. O. S. 55.

9) A. a. O. S. 55 und 138.

10) Vergl. betreffs dieser: Nüesch, Das Schweizersbild, eine Niederlassung aus palaeolithischer und neolithischer Zeit. (Neue Denkschriften d. Allg. Schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften Bd. 35. 1. Aufl. 1896. 2. Aufl. 1901.)

11) Siehe Englers Jahrbücher Bd. 32. 1903. S. 633 u. f., und Zeitschrift f. Naturwissenschaften Bd. 77. 1904. S. 41 u. f.

12) Vergl. meine in voriger Anm. aufgeführten Abhandlungen.

vonseiten Nehrings[1]) geschieht, geschlossen werden kann, daß auf die „Tundrenzeit“ unmittelbar die „Steppenzeit“ gefolgt ist. Ebensowenig wie aus der Schweizersbildablagerung läßt sich aus dem Umstande, daß der Löß des Schweizerischen Rheintales zum Teil auf der gut erhaltenen Oberfläche von Rundhöckern aufliegt, auf eine nur kurze Zwischenzeit zwischen dem Rückzuge der Gletscher und der Steppenzeit schließen. Rundhöcker haben sich in manchen anderen Gegenden recht gut erhalten, trotzdem sie anscheinend schon sehr lange, wahrscheinlich schon seit der ersten heißen Periode oder noch länger, völlig unbedeckt sind, also wahrscheinlich den Einwirkungen der beiden kühlen Perioden ausgesetzt waren, welchen die Schweizerischen Rundhöcker durch ihre Lößbedeckung[2]) entzogen waren. Wie M. Jerosch[3]) die Loewschen Untersuchungen über Pflanzenwanderungen im norddeutschen Tieflande als beweisend für die Ansicht, „daß „„die einwandernde Steppenflora der aus der norddeutschen Ebene auswandernden alpin-borealen Flora auf dem Fuße gefolgt““ ist“, ansehen kann, vermag ich nicht zu begreifen. Es läßt sich meines Erachtens unschwer erkennen, daß Loews Steppenpflanzen deshalb in den Urstromtälern gewandert sind, weil diese ihnen an den Gehängen günstige Wanderwege darboten[4]); auch noch jetzt würden diese Talhänge bequeme Wanderwege für die betreffenden Gewächse darstellen, wenn das Klima von neuem einen ausgeprägt kontinentalen Charakter annehmen würde. Ob die Täler Wasser führten oder nicht, war für diese Wanderungen ohne Bedeutung. Die von Loew in die Einwanderungszeit seiner Steppenpflanzen in Mitteleuropa verlegten Wanderungen derselben — und die Wanderungen ähnlicher Formen — an den Urstromtälern fallen übrigens meist nicht in diese Zeit, d. h. in die Steppenzeit, den trockensten Abschnitt meiner ersten heißen Periode, sondern in den entsprechenden Abschnitt meiner zweiten heißen Periode[5]). Die Wanderwege dieser Gewächse im

---

[1]) Nehring nimmt (bei Nüesch, a. a. O. 1. Aufl. S. 48 u. f., 2. Aufl. 168 u. f.) an, daß das Klima der Tundrenzeit — und zwar während der Entstehung der Unteren Nagetierschicht der Schweizersbildablagerung — allmählich in das der Steppenzeit übergegangen ist; wie er sich diesen Übergang vorstellt, hat er leider nicht gesagt. Nach M. Jerosch (a. a. O. S. 50) vollzieht sich erst in der der Unteren Nagetierschicht aufliegenden Gelben Kulturschicht „was die Fauna angeht, ein deutlicher Übergang von Tundra zur Steppe“. Diese Äußerung läßt deutlich erkennen, daß M. Jerosch die erwähnte Monographie von Nüesch nur ganz oberflächlich gelesen hat.

[2]) Diese Lößbedeckung trat wahrscheinlich an die Stelle einer Decke aus Grundmoräne, welche in der Steppenzeit, bevor es zur Ablagerung des Lößes kam, durch die Atmosphaerilien, vorzüglich den Wind, zerstört und abgetragen wurde.

[3]) A. a. O. S. 55.

[4]) Vergl. hierzu auch Schulz, Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgange der Tertiärzeit (1894) S. 88—89, sowie Schulz, Entwicklungsgeschichte d. phan. Pflanzendecke Mitteleuropas S. 350 (122) u. f.

[5]) Auf Drudes Ansichten über Pflanzenwanderungen an Urstromtälern werde ich an einer anderen Stelle eingehen; vergl. auch Schulz, Berichte d. Deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. 20. 1902. S. 76.

östlichen Teile Norddeutschlands während des trockensten Abschnittes der ersten heißen Periode lassen sich heute nicht mehr feststellen. M. Jerosch widerspricht übrigens sich selbst, wenn sie die Wanderungen der Steppenpflanzen an den Urstromtälern in eine Zeit verlegt, in welcher diese Täler noch Schmelzwasser des sich zurückziehenden nordischen Inlandeises führten [1]). Denn in dieser Zeit muß nach ihrer Ansicht [2]) an den Urstromtälern ein feuchtkaltes Klima geherrscht haben, aber nicht ein trockenheißes, wie sie es der Einwanderungszeit der Steppenpflanzen zuschreibt.

Wir sehen also, daß die Gründe, welche M. Jerosch für ihre Annahme einer nur kurzen Zwischenzeit zwischen dem Rückzuge der Gletscher der letzten Eiszeit und der Steppenzeit beibringt, nicht stichhaltig sind. Meines Erachtens besaß diese Zwischenzeit eine sehr lange Dauer. Sie war zunächst mindestens so lang, daß sich im nördlicheren Mitteleuropa die Kiefer (*Pinus silvestris* L.) und die nordische Birke (*Betula pubescens* Ehrh.) sowie zahlreiche diesen Bäumen hinsichtlich ihrer klimatischen Anpassung entsprechende Sträucher und Kräuter, im südlicheren Mitteleuropa außer der Kiefer und der Birke, die Fichte (*Picea excelsa* (Lam.)) und die Buche (*Fagus silvatica* L.) samt den ihnen entsprechenden Bäumen, Sträuchern und Kräutern weit ausbreiten konnten. Hierfür sprechen außer dem gegenwärtigen Klima der nördlichen Halbkugel [3]) die Resultate der stratigraphisch-palaeontologischen Untersuchung der jüngeren Tiroler [4]),

---

[1]) Loew war zur Zeit der Veröffentlichung seiner Abhandlung „Über Perioden und Wege ehemaliger Pflanzenwanderungen im norddeutschen Tieflande" (Linnaea. Bd. 42. 1878—1879. S. 511 u. f. (z. B. S. 541) noch Anhänger der Drifttheorie.

[2]) A. a. O. S. 43.

[3]) Vergl. hierzu Schulz, Die Entwicklungsgeschichte d. gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke der Schwäbischen Alb. (Englers Jahrb. Bd. 32. 1903. S. 633 u. f. (645—646).

[4]) Schon während der Zeit der sog. Achenschwankung der Alpenvergletscherung der letzten Eiszeit (vergl. Penck und Brückner, Die Alpen im Eiszeitalter 3. Lief. (1902). S. 333 u. f.), als das Inntal bis über Imst hinauf eisfrei wurde, drangen Kiefer und Fichte weit in die Alpentäler ein — im Inntale bis Innsbruck (vergl. Penck u. Brückner, a. a. O. 4. Lief. (1902). S. 342 u. 379) — und breiteten sich in diesen wahrscheinlich bedeutend aus. Wenn sich Kiefer und Fichte aber während der — wahrscheinlich sehr lange dauernden (vergl. Penck u. Brückner, a. a. O. 4. Lief. S. 342, 5. Lief. S. 533) — Zeit der Achenschwankung in den Alpen — und in Skandinavien (vergl. weiter unten) — weit ausbreiten konnten, so vermochten sie sich während dieser Zeit zweifellos auch in dem zwischen den Alpen und Skandinavien gelegenen Teile Mitteleuropas ein bedeutendes Gebiet zu erwerben; sicher kamen sie damals in der Umgebung von Schaffhausen in weiter Verbreitung vor. Während in den Alpen wohl der größte Teil ihres Gebietes durch die erneuete, von einer erneueten Vergrößerung der Gletscher begleitete Verschlechterung des Klimas während des Zeitabschnittes des sog. Bühlstadiums, dessen Dauer ziemlich beträchtlich gewesen zu sein scheint (vergl. Penck u. Brückner, a. a. O. 3. Lief. S. 319—324), vernichtet wurde (nach Penck in Penck u. Brückner, a. a. O. 4. Lief. S. 379, „haben wir uns während des Bühlstadiums bloß die tiefen Thäler am

Schweizer und Skandinavischen [1]) Quartärablagerungen sowie vor allem die Verbreitung, welche die genannten Gewächse in der Jetztzeit im nördlicheren Europa besitzen [2]). Aber nicht nur die Zeit der Ausbreitung dieser Gewächse in Mitteleuropa fällt zwischen den Rückzug der Gletscher und die Steppenzeit, sondern es fällt zwischen beide auch die vorhin betrachtete Warme Zeit, während welcher, wie dargelegt wurde, die Elemente der dritten Gruppe in Mitteleuropa eingewandert sind. An diese Warme Zeit schloß sich die Steppenzeit an [3]). Für diese Ansicht sprechen die Seltenheit von sicher aus der Warmen Zeit stammenden Ablagerungen in Skandinavien, vorzüglich in dessen östlichem Teile, sowie die Art der Verbreitung der Elemente meiner dritten Gruppe im nördlicheren und westlichen Europa. Wenn sich die

---

Saume des Gebirges bis 600—700 m Höhe, im Innern bis 1000 m bewaldet zu denken"; ich glaube jedoch, daß die Bewaldung während des Höhepunktes dieses Zeitabschnittes noch unbedeutender war), blieb in dem nördlich der Alpen gelegenen Teile Mitteleuropas wahrscheinlich der größte Teil desselben erhalten. Das Gebiet beider Bäume fing sicher sehr bald nach dem Beginne der Besserung des Klimas nach dem Höhepunkte des Zeitabschnittes des Bühlstadiums an, sich zu vergrößern. Einige Zeit nach diesem Höhepunkte, als sich die Gelbe Kulturschicht der Schweizersbildablagerung bildete, wuchsen am Schweizersbilde nicht nur Nadelhölzer, sondern auch Laubhölzer, wahrscheinlich Buchen (vergl. Früh bei Nüesch, a. a. O. 1. Aufl. S. 197).

[1]) Vergl. Schulz, Entwicklungsgesch. d. gegenw. phan. Flora und Pflanzendecke Skandinaviens.

M. Jeroschs Ansichten (vergl. a. a. O. S. 54—56) über die Wandlungen des Klimas sowie der Flora und Pflanzendecke Skandinaviens während der seit dem Beginne des Schwindens der Eisbedeckung der letzten Eiszeit verflossenen Zeit sind durchaus irrig, und ihre Versuche, die Schichten der Skandinavischen Ablagerungen aus dieser Zeit mit Schichten von Ablagerungen des südlicheren Mitteleuropas zu parallelisieren, sind völlig verfehlt. Auch ihrer Ansicht, daß die Lücken in der Erkenntnis der Entwickelung der Flora Mitteleuropas „erst auszufüllen sein werden, wenn das postdiluviale Mitteleuropa botanisch und geologisch so durchforscht sein wird, wie Skandinavien" (a. a. O. S. 56; vergl. hierzu auch S. 70 — diese Partie ist wohl Drude entlehnt — u. S. 85), kann ich nicht beistimmen. Wenn M. Jerosch einmal den Versuch machen wird, die gegenwärtige Verbreitung der Phanerogamen in Skandinavien auf Grund der Resultate der stratigraphisch-palaeontologischen Untersuchung der jungquartären Ablagerungen Skandinaviens zu erklären, so wird sie wohl diese Ansicht bald aufgeben und den Wert der stratigraphisch-palaeontologischen Untersuchungen für die Beurteilung der Entwickelung der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke des nördlicheren Europas richtiger einschätzen. Näher will ich an dieser Stelle auf diese methodologischen Fragen nicht eingehen. (Ein Eingehen auf die wunderlichen Äußerungen von M. Jerosch auf S. 163 und 167 halte ich für überflüssig.)

[2]) Vergl. hierzu z. B. Schulz, Entwicklungsgesch. d. phan. Pflanzendecke Mitteleuropas S. 286 (58) u. f.

[3]) Auch die zwischen die letzte und die vorletzte Eiszeit fallende Steppenzeit schloß sich nicht unmittelbar an die Zeit des Rückzuges der Gletscher der — vorletzten — Eiszeit an. Dies läßt der Umstand sehr deutlich erkennen, daß der in dieser Steppenzeit zur Ablagerung gelangte jüngere Löß (der rheinischen Geologen) im Rheingebiete auf der verwitterten und von Tälern zerschnittenen Hochterrasse, dem fluvioglazialen Gebilde der vorletzten Eiszeit liegt; vergl. z. B. Brückner in Penck und Brückner, a. a. O. 5. Lief. (1903). S. 468.

Warme Zeit an die Steppenzeit angeschlossen hätte, so würden in Skandinavien sicher zahlreiche aus der Warmen Zeit stammende Ablagerungen vorhanden sein, die vorzüglich durch das reichliche Vorkommen von Resten von *Quercus pedunculata* Ehrh., *Carpinus Betulus* L., *Ulmus campestris* Sm., *U. effusa* Willd., *Tilia grandifolia* Ehrh. und von ähnlichen wärmeliebenden Bäumen, welche damals in Skandinavien eine recht weite Verbreitung besessen haben müssen, kenntlich sein würden[1]. Daß dies nicht der Fall ist, daß diese Ablagerungen vielmehr, vorzüglich im Osten, selten sind[2], kann meines Erachtens nur durch die Annahme erklärt werden, daß die Ablagerungen der Warmen Zeit in späterer Zeit meist wieder zerstört worden sind. Diese Zerstörung kann nur während eines Zeitabschnittes mit extrem kontinentalem Klima stattgefunden haben. Daß während des Höhepunktes der Steppenzeit in Skandinavien ein solches Klima geherrscht hat, ist meines Erachtens sicher[3]. Es läßt sich also wohl nicht daran zweifeln, daß die Zerstörung der betreffenden Ablagerungen in der Steppenzeit stattgefunden hat, daß diese also der Warmen Zeit gefolgt ist.

Elemente meiner dritten Gruppe kommen auf den Britischen Inseln in großer Anzahl vor; Skandinavien dagegen besitzt nur recht wenige, doch wachsen einige von diesen sogar im Osten auf den Ostseeinseln[4]. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sich diese Elemente in den genannten Ländern erst nach der letzten Eiszeit angesiedelt haben. Ihre postglaziale Einwanderung in diese Länder muß vom südlicheren Frankreich, wo sie während der letzten Eiszeit gelebt haben, ausgegangen sein: sie sind von hier nach den Britischen Inseln und von diesen nach Skandinavien gewandert. Die meisten von ihnen konnten diese Wanderungen nur in einem Zeitabschnitte ausführen, in welchem die Becken des Kanales, der Meere zwischen Irland und Großbritannien sowie der Nordsee soweit trocken lagen, daß sie von diesen Gewächsen schrittweise und in kleinen Sprüngen durchwandert werden konnten. Da nun die Elemente der dritten Gruppe, wie vorhin dargelegt wurde, nur während der Herrschaft eines Klimas mit sehr warmen Sommern und sehr milden Wintern zu wandern vermögen, so kann die fast völlige Trockenlegung der Becken der genannten Meere nicht durch sehr bedeutende Steigerung der Verdunstung des Wassers und weitgehende Verminderung der Zuflüsse dieser Meere, sondern nur durch Hebung des Meeresbodens verursacht worden sein. Eine

---

[1]) Auch die Reste einer Anzahl Sträucher und Kräuter mit ähnlicher Anpassung an das Klima würden häufig vorkommen.

[2]) Diese Seltenheit hat Veranlassung zu ganz irrigen Ansichten über die Entwickelung der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke Skandinaviens gegeben, auf die ich hier nicht eingehen will: vergl. betreffs dieser Frage Schulz, Entwicklungsgesch. d. gegenw. phan. Flora u. Pflanzendecke Skandinaviens.

[3]) M. Jerosch übersieht dies (a. a. O. S. 55—56) vollständig.

[4]) Vergl. hierzu Schulz, Entwicklungsgesch. d. gegenw. Flora u. Pflanzendecke Skandinaviens S. 132 [76] u. f.

so umfangreiche Hebung des westlichen Europas und so bedeutende Trockenlegung seiner Meere muß aber das Klima Europas ungemein stark beeinflußt haben. Je höher Westeuropa anstieg, desto kontinentaler muß der Charakter des Klimas des östlicheren Europas, welches vorher eine ähnliche Änderung wie das Westeuropas erfahren haben muß, geworden sein. Als zuletzt nicht nur der ganze Westen von den heutigen Nordküste Spaniens bis über die heutige Nordküste Schottlands hinaus Festland war, sondern[1]) vielleicht sogar eine Landbrücke Schottland, die Färöer, Island und Grönland verband oder doch diese Inseln fast bis zur gegenseitigen Berührung vergrößert waren, da muß meines Erachtens das Klima Europas einen solchen Charakter besessen haben, wie wir ihn im vorstehenden dem Klima der Steppenzeit zugeschrieben haben. Das Klima muß in dieser Zeit derartig kontinental gewesen sein, daß in Mitteleuropa so ausgedehnte Steppen entstanden, wie sie nach meiner vorhin dargelegten Ansicht während meiner Steppenzeit vorhanden gewesen sein müssen, daß die schon vorher durch die Hebung des westlicheren Europas bedeutend verkleinerte Ostsee so weit austrocknete, daß ihr Becken an einer Anzahl Stellen von Phanerogamen schrittweise und in kleinen Sprüngen durchwandert werden konnte, was meines Erachtens[2]) in meiner Steppenzeit der Fall gewesen sein muß, und daß die Elemente der dritten Gruppe, welche sich vorher im westlicheren Europa weit ausgebreitet hatten, nicht nur in Skandinavien und im südlich der Nord- und Ostsee gelegenen Teile Mitteleuropas, sondern selbst in Westeuropa bis weit nach Westen hin ungemein zu leiden hatten, so daß zweifellos viele derselben von sehr weiten Strichen ihres Gebietes verschwanden. Nun besitzen nicht wenige der Elemente der dritten Gruppe in den soeben genannten Gegenden Europas sehr große Gebietslücken, die weder während des trockensten Abschnittes der zweiten heißen Periode, noch während einer der beiden kühlen Perioden, welche drei für diese Gewächse ungünstigen Zeitabschnitte ja sicher in die Zeit nach deren Ansiedlung in den genannten Gegenden fallen, entstanden sein können[3]), sondern ihre Entstehung nur einer Periode mit extrem kontinentalem Klima verdanken können[4]). Diese Periode kann nur die Steppenzeit gewesen sein, die also der Zeit der Ansiedlung der Elemente der dritten Gruppe im nördlicheren Europa gefolgt sein und mit der Zeit des Maximums der Hebung des westlichen Europas zusammenfallen muß. Die Entstehung dieser Gebietslücken würde ganz unerklärlich sein, wenn man

---

[1]) Auf die Gründe, welche für diese Annahme sprechen, will ich hier nicht eingehen; vergl. betreffs derselben z. B. Schulz, Entwicklungsgesch. d. gegenw. phan. Flora u. Pflanzendecke Skandinaviens.

[2]) Vergl. Schulz, Entwicklungsgesch. d. gegenw. phan. Flora u. Pflanzendecke Skandinaviens S. 97 [41] u. f.

[3]) In diesen Zeitabschnitten sind ebenfalls Lücken entstanden.

[4]) Vergl. z. B. Schulz, Studien über die phan. Flora u. Pflanzendecke des Saalebezirkes I. S. 23 u. f.

annähme, daß sich die Elemente der dritten Gruppe in den genannten Ländern erst nach der Steppenzeit angesiedelt haben. Bei dieser Annahme bliebe auch die Erscheinung ganz unerklärt, daß mehrere Elemente der dritten Gruppe in ganz Skandinavien oder wenigstens in Schweden ausschließlich auf den Ostseeinseln wachsen[1]. Denn wenn die Ausbreitung der Elemente der dritten Gruppe erst nach der Steppenzeit stattgefunden hätte, so könnten die betreffenden Gewächse erst lange nach dem Ausgange der Steppenzeit von Westen her an die heutige Ostseeküste des Schwedischen Festlandes gelangt sein. Zu dieser Zeit müßten das Ostseebecken bereits wieder zum größten Teile mit Wasser erfüllt gewesen sein und die Landbrücken zwischen der heutigen Ostseeküste des Schwedischen Festlandes und den heutigen Ostseeinseln nicht mehr bestanden haben. Da diese Gewächse zweifellos nur schrittweise und in kleinen Sprüngen zu wandern imstande sind, so hätten sie die Meeresarme zwischen der Festlandküste und den Inseln nicht überschreiten können; sie würden also gar nicht nach den Ostseeinseln gelangt sein. Wenn sie dagegen bereits im Beginne der Steppenzeit im östlichen Schweden lebten, so konnten sie sich während dieser Zeit in den höheren Gegenden desselben erhalten, sich hier mehr oder weniger an das extreme Klima anpassen und sich dann im Ausgange der Steppenzeit, als das Klima wieder milder geworden war, jedoch bevor die Landverbindung zwischen dem heutigen Schwedischen Festlande und den Ostseeinseln aufgehoben wurde, mehr oder weniger weit, nach Osten bis nach diesen Inseln, ausbreiten. In der ersten kühlen Periode blieben sie auf den Inseln erhalten, während sie vom Schwedischen Festlande, wo die Verhältnisse damals für sie ungünstiger als auf den Inseln waren, verschwanden[2].

Die Warme Zeit schloß sich nicht unvermittelt an die Zeit der Ausbreitung der Kiefer, Fichte und Buche an, sondern ist von dieser durch eine wahrscheinlich recht lange Übergangszeit, während welcher mannigfaltige Einwanderungen in Mitteleuropa — und auch in die Schweiz — stattfanden, getrennt[3].

---

1) Vergl. Schulz, Entwicklungsgesch. d. gegenw. phan. Flora u. Pflanzendecke Skandinaviens S. 132 [76] u. f.

2) Das Vorkommen von solchen Elementen der dritten Gruppe, die nur schrittweise und in kleinen Sprüngen zu wandern imstande sind, auf den Britischen Inseln und der Skandinavischen Halbinsel würde allein noch nicht beweisen, daß die Steppenzeit auf die Warme Zeit gefolgt ist. Es könnte sich der Westen Europas ja so schnell gehoben haben, daß die Elemente der dritten Gruppe nicht Zeit hatten, sich weit auszubreiten, bevor das Klima Europas einen solchen Charakter annahm, daß sie ihre Ausbreitung nicht weiter fortzusetzen vermochten und die Elemente der zweiten Gruppe in das nördlichere Europa einwandern konnten. In diesem Falle würde die Ansiedlung jener Elemente auf den Britischen Inseln und der Skandinavischen Halbinsel in die Zeit nach dem Maximum der Hebung des westlichen Europas, als sich dieses bereits wieder bedeutend gesenkt hatte, fallen.

3) Vergl. Schulz, Studien über die phan. Flora u. Pflanzendecke des Saalebezirkes I. S. 5—6.

Das Sinken Westeuropas nach dem Höhepunkte der Steppenzeit muß eine der soeben geschilderten entgegengesetzte Wandlung des Klimas Europas verursacht haben. Offenbar ging diese — rückläufige — Änderung des Klimas wesentlich schneller vor sich als jene, so daß die Einwanderer des ersten, bis zum Ausgange der Warmen Zeit reichenden Teiles der heißen Periode nicht Gelegenheit hatten, sich wieder so weit auszubreiten wie im ersten Teile. Wie bereits hervorgehoben wurde, hat das Klima Mitteleuropas im Verlaufe dieser Wandlung zwar vielleicht den Charakter des gegenwärtig in Mitteleuropa herrschenden Klimas angenommen[1]), diesen jedoch seitdem nicht ununterbrochen bis zur Gegenwart bewahrt, sondern es hat in der Folgezeit noch eine Anzahl sehr bedeutender Änderungen erfahren[2]). Zunächst müssen die Sommer wesentlich kühler und

---

[1]) Ich halte es für ziemlich sicher, daß es sich im Verlaufe dieser Änderung dem gegenwärtig herrschenden Klima wenigstens bedeutend genähert hat. Den Zeitabschnitt zwischen diesem Zeitpunkte und dem ihm klimatisch am nächsten kommenden vor der Warmen Zeit habe ich als die erste heiße Periode bezeichnet. Ich habe den im vorstehenden Steppenzeit genannten Abschnitt dieser Periode als den trockensten Abschnitt derselben, den diesem voransgehenden, im vorstehenden Warme Zeit genannten Abschnitt als den ersten warmen Abschnitt, den der Steppenzeit folgenden, dem ersten warmen Abschnitte ähnlichen Abschnitt als den zweiten warmen Abschnitt dieser Periode bezeichnet.

[2]) Briquet nimmt an (vergl. Englers Jahrbücher 13. Bd. (1890). S. 96 bis 97), daß auf die xerotherme Periode eine Waldperiode — la période silvatique — folgte, in welcher wir noch heute stehen. M. Jerosch ist ähnlicher Meinung: „Diese [d. h. die Steppenzeit] wird, vielleicht infolge eines ozeanischer werdenden Klimas, durch ein Überhandnehmen der Wälder abgelöst, das seinen Höhepunkt heute wahrscheinlich überschritten hat (a. a. O. S. 59). Sie hält die Postglazialzeit für zu kurz für eine so bedeutende Anzahl klimatischer Perioden, wie ich sie (vergl. die folgenden Seiten des Textes) annehme: „Einem anderen großen Bedenken kann man sich allerdings meines Erachtens bei der Betrachtung der klimatischen Wechsel im Postglacial nicht verschließen: das ist die im Vergleich zu diesen Veränderungen, ja bloß schon zum Übergang Tundra-Steppe-Wald, recht kurze Dauer — geologisch gesprochen! — des Postglacials" (a. a. O. S. 164). Sie glaubt nämlich, wie zahlreiche andere Schriftsteller, daß man die Dauer der Postglazialzeit auf Grund „exakter" geologischer Beobachtungen annähernd richtig berechnen kann. Und zwar schließt sie sich in dieser Hinsicht vorzüglich an Heim und Nüesch an. Der erstere glaubt (vergl. Heim, Über das absolute Alter der Eiszeit. (Vierteljahrsschrift d. Naturf. Gesellschaft in Zürich.' Jahrg. 39. 1894. S. 180—186); vergl. hierzu Brückner, in Penck u. Brückner, a. a. O. 5. Lief. (1903). S. 543) die Dauer der Postglazialzeit — d. h. die Dauer der „seit dem Rückzug der diluvialen großen Gletscher der letzten Vergletscherung", verflossenen Zeit — auf Grund der Ablagerungen der Muotta im Vierwaldstätter See auf wenigstens 10 000, höchstens 50 000, wahrscheinlich 16 000 Jahre schätzen zu können. Nüesch glaubt (vergl. Nüesch, a. a. O. 1. Aufl., S. 298—300; siehe auch Penck-Brückner, a. a. O. 4. Lief. S. 426) aus der Mächtigkeit der einzelnen, zum großen Teile aus abgewittertem Materiale des die Ablagerung überragenden Jurakalkfelsens gebildeten postglazialen Schichten der Schweizersbildablagerung auf eine Dauer der Postglazialzeit, d. h. der seit dem Ausgange der Tundrenzeit verflossenen Zeit — die Tundrenzeit selbst besaß nach seiner Ansicht eine Dauer von ungefähr 5 000 Jahren — von ungefähr 19 000 — 23 000 Jahren schließen zu können. Diese Berechnungen gehen von der Annahme aus, daß seit dem Rückzuge der Gletscher alljährlich

feuchter — und gleichzeitig wohl die Winter wesentlich gemäßigter — geworden sein als die der Jetztzeit [1]). Die gegenwärtige Verbreitung der Elemente der zweiten Gruppe in Mitteleuropa läßt dies aufs deutlichste erkennen. Diese Gewächse besitzen, wie schon dargelegt wurde, sämtlich in Mitteleuropa kleinere und größere, zum Teil sehr große natürliche Gebietslücken; zahlreiche von ihnen fehlen an sehr vielen während der Steppenzeit sicher von ihnen bewohnten Stellen, welche für sie günstiger, ebenso günstig oder ganz unbedeutend ungünstiger sind als ein großer Teil derjenigen Örtlichkeiten, an denen sie in großer Individuenzahl und üppiger Entwickelung wachsen. Die weiten, zum Teil sehr merkwürdig gestalteten Lücken können nur unter Verhältnissen entstanden sein [2]), welche für diese an trockenes, heißes Sommerklima und trockenes, kaltes Winterklima angepaßten Gewächse sehr ungünstig waren, durch welche die einzelnen derselben so geschwächt wurden, daß sie auch an allen denjenigen Stellen, von denen sie in dieser Zeit nicht verschwanden, oder doch an den meisten derselben dem Aussterben nahe waren; sie verdanken es offenbar meist nur rein zufälligen, gegenwärtig nicht mehr feststellbaren Umständen, daß sie an diesen Stellen erhalten blieben, während sie an zahlreichen anderen, für sie günstigeren, ebenso günstigen oder nur ganz unbedeutend ungünstigeren Stellen ausstarben. Diese ungünstigen Verhältnisse können nicht darin bestanden haben, daß das Klima nach dem Höhepunkte der Steppenzeit schneller oder langsamer den Charakter des Klimas der Gegenwart annahm und ihn seitdem dauernd bewahrte. Wenn diese Gewächse hierdurch so ungünstig beeinflußt worden wären, so wäre es ganz unmöglich, daß sich zahlreiche von ihnen derartig an das Klima der Gegenwart anzupassen vermocht hätten, daß sie, wie es der Fall ist, gegenwärtig an — manche von ihnen an allen — an der Nordwest- oder Westgrenze ihres Wohngebietes [3]) gelegenen, von ihren nächsten mehr zentral gelegenen Wohnstätten vielfach durch mehrere hundert Kilometer weite Lücken getrennten Örtlichkeiten in so üppiger Entwickelung wie in zentralen Teilen ihres Gebietes

---

eine ungefähr gleiche Masse zur Ablagerung gelangt ist, daß also die Verhältnisse seit dem genannten Zeitpunkte andauernd ungefähr gleich geblieben sind. Zu einer solchen Annahme ist aber nicht der mindeste Grund vorhanden. Es läßt sich garnicht verstehen, wie sich M. Jerosch derselben anschließen kann, da sie das Vorhandensein einer postglazialen Steppenzeit für wahrscheinlich hält, in welcher Zeit doch die Verhältnisse wesentlich anders gewesen sein müssen als in der Gegenwart. Die übrigen Versuche, die Dauer der Postglazialzeit oder einzelner Teile derselben zu bestimmen, gehen von denselben Voraussetzungen aus wie die Heims und Nüeschs und haben deshalb einen ebenso geringen Wert wie diese; ich will hier auf dieselben nicht eingehen. Ich halte es überhaupt für völlig unmöglich, die Dauer der Postglazialzeit zu bestimmen. Die Bedenken von M. Jerosch sind somit vollständig unbegründet.

[1]) Vergl. hierzu z. B. Schulz, Entwicklungsgesch. d. gegenw. phan. Flora u. Pflanzendecke Skandinaviens S. 175 [119] u. f.

[2]) Vergl. hierzu S. 170, Anm. 3.

[3]) In Mitteleuropa.

auftreten könnten[1]. Sie würden vielmehr sämtlich an allen ihren mitteleuropäischen Wohnstätten — falls es solche überhaupt gäbe — in sehr geringer Individuenanzahl und kümmerlicher Entwickelung, stets dem Aussterben nahe, vorkommen. Es kann die Entstehung der Gebietslücken dieser Gewächse nur dadurch verursacht worden sein, daß nach der dauernden Ansiedlung der letzteren in Mitteleuropa dessen Klima eine Zeitlang für diese bedeutend ungünstiger war als jetzt, daß die Sommer eine Zeitlang kühler und feuchter — die Winter milder — waren als in der Gegenwart.

Aus der Schweiz verschwanden im Verlaufe dieses Zeitabschnittes ohne Zweifel nicht wenige der Einwanderer der Steppenzeit vollständig. Viele andere dieser Einwanderer blieben in der Schweiz nur in ganz unbedeutender Verbreitung, zum Teil nur an einer einzigen Örtlichkeit, von der aus sie sich später aber meist wieder mehr oder weniger weit ausbreiteten, erhalten. Die Erhaltungsstellen einiger derjenigen Formen, welche sich während der Steppenzeit offenbar an zahlreichen höheren Örtlichkeiten, bis in die heutige alpine Region hinauf, angesiedelt hatten, lagen teilweise oder sogar sämtlich in bedeutender Höhe, wo während dieser kühlen Zeit stellenweise die Bedingungen für die Existenz dieser Gewächse günstiger waren als in tieferen Regionen. Hierauf hat bereits Briquet mit Nachdruck hingewiesen, der aber — wie M. Jerosch — eine Anzahl während der letzten Eiszeit eingewanderter Elemente der ersten Gruppe als Einwanderer der Steppenzeit, seiner „Période xérothermique“ ansieht.

Auch am Ausgange dieses kühlen und feuchten Zeitabschnittes kann das Klima Mitteleuropas nicht dauernd den Charakter des jetzigen mitteleuropäischen Klimas angenommen haben. Wenn das Klima diesen Charakter damals angenommen und dann dauernd bis heute bewahrt hätte, so würden sehr viele Elemente der zweiten Gruppe in Mitteleuropa nur an vereinzelten, meist weit auseinander liegenden Stellen, an einem Teile von diesen allerdings wahrscheinlich in reicher Individuenzahl und üppiger Entwickelung, auftreten, und es würden die zum Teil recht großen, vielfach sehr zahlreiche und individuenreiche Wohnstätten enthaltenden, in vielen Fällen von den nächsten Wohnstätten weit entfernten Sondergebiete, welche gegenwärtig der größte Teil von diesen Elementen besitzt[2], nicht vorhanden sein. Diese Sondergebiete können sich die betreffenden Gewächse nur durch energische Neuausbreitung von ihren wenigen Erhaltungsstellen aus erworben haben. Zu einer

---

[1] Häufig wächst eine Anzahl dieser Gewächse im engen Verbande. Einzelne von ihnen kommen gerade an ihren am weitesten von ihrem Hauptgebiete abgelegenen Wohnstätten in der Gesellschaft zahlreicher üppig entwickelter ähnlich angepaßter phanerogamischer Gewächse vor.

[2] Aus dem nördlich der Alpen gelegenen Teile Mitteleuropas sind von mir viele solche Sondergebiete dieser Elemente beschrieben worden. Auch in der Schweiz sind zahlreiche vorhanden.

solchen Neuausbreitung können sie aber am Ausgange des soeben behandelten kühlen und feuchten Zeitabschnittes während der Herrschaft eines dem der Gegenwert gleichen oder sehr ähnlichen Klimas nicht imstande gewesen sein; die vorhin bei der Betrachtung der Einwanderung dieser Elemente in Mitteleuropa besprochenen Umstände müssen ihre Ausbreitung ganz oder fast ganz verhindert haben. Diese kann ebenso wie die Einwanderung dieser Gewächse in Mitteleuropa nur während der Herrschaft eines Klimas vor sich gegangen sein, welches jene hindernden Umstände beseitigte, welches die Wälder strichweise lichtete oder sogar zum Schwinden brachte, viele Niederungen austrocknete und diese Gewächse im hohen Grade indifferent gegen die Beschaffenheit des Bodens ihrer Wohnstätten machte, d. h. sowohl das Bedürfnis der gesamten Individuengruppen der einzelnen Elemente nach gewissen Stoffen verminderte, als auch die Eigenschaften, welche sich die einzelnen Individuengruppen derselben während der ersten kühlen Periode durch feste Anpassung an die besonderen Verhältnisse ihrer Wohnstätten erworben hatten, zum Schwinden brachte oder doch latent machte. Er muß also nach dem Ausgange des kühlen und feuchten Zeitabschnittes in Mitteleuropa eine Zeitlang ein bedeutend trockneres sowie heißeres Sommerklima und ein bedeutend trockneres sowie kälteres Winterklima geherrscht haben als in der Gegenwart, wenn auch das Klima nicht entfernt einen so extrem kontinentalen Charakter besaß wie während der Steppenzeit[1]).

Auch an diesen durch ausgeprägt kontinentales Klima ausgezeichneten Zeitabschnitt schloß sich noch nicht die Jetztzeit mit bis zur Gegenwart ungefähr gleichem Klima an. Es müssen in Mitteleuropa vielmehr noch einmal eine Zeitlang die Sommer kühler und feuchter, die Winter milder gewesen sein als in der Gegenwart. Zweierlei läßt sich nur bei dieser Annahme verstehen. Zunächst die bedeutende Größe und die auffällige Gestalt vieler der Lücken der vorhin erwähnten Sondergebiete der Elemente der zweiten Gruppe. Wenn der Übergang des Klimas des zweiten durch ausgeprägt kontinentales Klima ausgezeichneten Zeitabschnittes in den Zustand des der Gegenwart und das seitherige Verharren des Klimas in diesem imstande gewesen wären, diese Gewächse so ungünstig zu beeinflussen, deren Sondergebiete so bedeutend und so unregelmäßig zu zerstückeln, so könnten die meisten dieser Gewächse gegenwärtig nicht an allen oder einem großen Teile ihrer in diesen Sondergebieten gelegenen Wohnstätten üppig entwickelt und in oft sehr bedeutender Individuenzahl auftreten, sondern sie müßten entweder noch gegenwärtig dauernd, wenn auch vielleicht nur sehr langsam, eine Gebietsverkleinerung erfahren oder doch an ihren Wohnstätten nur in wenigen meist schwach entwickelten

---

[1]) Auf die Neuausbreitung der Elemente der zweiten Gruppe in der Schweiz, welche sehr bedeutend hinter deren Ausbreitung in dieser während der Steppenzeit zurückblieb, will ich hier nicht näher eingehen.

Individuen wachsen. Sodann die gegenwärtige Verbreitung der Elemente der vierten Gruppe[1]) in Mitteleuropa. Eine ganze Anzahl von diesen Elementen wächst, zum Teil in recht bedeutender Verbreitung, in solchen Strichen des östlicheren Mitteleuropas, in denen während des zweiten durch ausgeprägt kontinentales Klima ausgezeichneten Zeitabschnittes eine umfangreiche Neuausbreitung der Einwanderer der Steppenzeit stattgefunden hat. Diese Ausbreitung weist mit Bestimmtheit darauf hin, daß, als sie stattfand, das Klima dieser Landstriche einen sehr kontinentalen Charakter besessen haben muß; schwerlich können in dieser Zeit Elemente der vierten Gruppe, welche sämtlich gegen hohe und trockene Winterkälte sehr empfindlich sind, in diesen gelebt haben[2]). Wenn diese Elemente hierzu imstande gewesen wären, so würden sie gegenwärtig im westlichen, klimatisch für sie bedeutend günstigeren Mitteleuropa eine viel weitere Verbreitung besitzen als es der Fall ist. Diese Gewächse können also erst nach dem Ausgange des zweiten kontinentalen Abschnittes in jene Striche des östlicheren Mitteleuropas eingewandert sein und sich in denselben ausgebreitet haben. Diese Einwanderung und Ausbreitung der Elemente der vierten Gruppe verlangt aber ein für diese viel günstigeres Klima, kühlere und feuchtere Sommer und mildere Winter als gegenwärtig in Mitteleuropa herrschen. Wenn diese Gewächse imstande gewesen wären, während der Herrschaft des Klimas der Gegenwart in den Osten Mitteleuropas einzuwandern und sich in ihm auszubreiten, so würden sie sich auch gegenwärtig in ihm und vor allem im westlichen Mitteleuropa dauernd ausbreiten. Von einer wenigstens etwas bedeutenderen Ausbreitung dieser Gewächse ist aber selbst im westlichen Mitteleuropa nichts zu merken, trotzdem hier strichweise die Ausbreitungsbedingungen[3]) sehr günstig sind. Wir müssen also annehmen, daß auf den zweiten durch ausgeprägt kontinentales Klima ausgezeichneten Zeitabschnitt eine ähnliche feuchte und kühle Periode gefolgt ist wie auf den ersten dieser Zeitabschnitte, die Steppenzeit. Diese kühle und feuchte Periode verhält sich hinsichtlich des Klimas — und wahrscheinlich auch der Dauer — zu der ersten Periode dieser Art wohl ähnlich wie der zweite kontinentale Zeit-

---

[1]) Zur vierten Gruppe gehören diejenigen Formen, welche hauptsächlich oder ausschließlich in Gegenden wachsen, deren Winter gemäßigter und feuchter als die der niedrigeren Gegenden des mittleren Elbegebietes sind, und die zu einem großen oder zum größten Teile ein kühleres und feuchteres Sommerklima besitzen als diese Gegenden, eine Anzahl aus solchen Formen in Mitteleuropa nach deren Einwanderung in dieses hervorgegangener neuer Formen sowie die den ersteren Formen hinsichtlich ihrer klimatischen Anpassung entsprechenden Individuengruppenreihen von Formen mit weiterer Anpassung an das Klima.

[2]) Oder es kann doch nur eine sehr geringe Anzahl derselben vorhanden gewesen sein.

[3]) Es bietet sich häufig Gelegenheit zu einem mehr oder weniger weiten Transporte der Keime, und außerdem ist an vielen Orten besiedelbarer Boden reichlich vorhanden.

abschnitt zu der Steppenzeit[1]. Erst an diese zweite kühle und feuchte Periode schloß sich die Jetztzeit an, deren Klima einen bedeutend kontinentaleren Charakter besitzt, welcher sich noch gegenwärtig zu verschärfen scheint[2] [3].

Es heben sich somit aus dem Zeitraume vom Ausgange der ersten heißen Periode[4] bis zur Gegenwart drei Zeitabschnitte mit von dem der Gegenwart bedeutend abweichendem Klima hervor: ein erster kühler und feuchter Zeitabschnitt, ein Zeitabschnitt mit ausgeprägt kontinentalem Klima und ein zweiter kühler und feuchter Zeitabschnitt[5]. Bestimmte Werte der einzelnen Faktoren des Klimas dieser drei Zeitabschnitte lassen sich nicht angeben. Meines Erachtens läßt sich nur so viel sagen,

---

[1]) Es läßt sich nicht sagen, welche Elemente der vierten Gruppe sich während der zweiten kühlen Periode in der Schweiz fest angesiedelt haben, da bereits während der ersten kühlen Periode Elemente dieser Gruppe in die Schweiz eingewandert sind, von denen ohne Zweifel ein bedeutender Teil die ungünstige Zwischenzeit zwischen der ersten und der zweiten kühlen Periode in ihr überlebt hat.

[2]) Vergl. z. B. Schulz, Entwicklungsgesch. d. gegenw. phan. Flora u. Pflanzendecke Skand. S. 174 [118]. Etwas Ähnliches scheint auch M. Jerosch (a. a. O. S. 59) anzunehmen. Auf die Ansichten der übrigen Schriftsteller über das Klima der Jetztzeit und seine Wandlungen will ich hier nicht eingehen.

[3]) Eine spontane Einwanderung neuer, d. h. in ihr bis dahin nicht vorkommender, Formen in die Schweiz hat während der Jetztzeit wohl nicht stattgefunden; auch die Wanderungen der bereits früher in die Schweiz eingewanderten phanerogamen Gewächse in dieser waren, wie schon dargelegt wurde, nur sehr unbedeutend. Die wenigen Angaben über weitere spontane Wanderungen während der Jetztzeit, z. B. die von S. Aubert, La flore de la vallée de Joux. (Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Natur. Bd. 36. 1900. S. 327 u. f. 486. 580—581) über die Wanderungen von *Daphne Cneorum* L. im Jouxtale, bedürfen meines Erachtens noch sehr der Bestätigung.

[4]) Vergl. S. 186, Anm. 1.

[5]) Ich habe den ersten kühlen Zeitabschnitt als die erste kühle Periode, den zweiten kühlen Zeitabschnitt als die zweite kühle Periode und den zwischen beiden liegenden Zeitabschnitt mit ausgeprägt kontinentalem Klima als den trockensten Abschnitt der zweiten heißen Periode bezeichnet; betreffs der Abgrenzung dieser Zeitabschnitte gegeneinander sowie gegen die erste heiße Periode und die Jetztzeit vergl. z. B. Schulz, Studien über die phan. Flora u. Pflanzendecke des Saalebezirkes I. S. 5—7. Die erste kühle Periode habe ich früher (Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgange der Tertiärzeit (1894). S. 16 u. f.) als vierte Eiszeit bezeichnet. M. Jerosch irrt sehr, wenn sie (a. a. O. S. 33, ihre Anm. 1 widerspricht übrigens den Worten des Textes) behauptet, daß ich die vierte Eiszeit neuerdings „vollständig aufgegeben" habe. Ich habe nur eingesehen und es auch ausgesprochen, daß während des von mir ehemals als vierte Eiszeit bezeichneten Zeitabschnittes die Verschlechterung des Klimas und damit die Änderung der Flora und Pflanzendecke des nördlicheren Europas nicht so bedeutend gewesen sein können wie ich es früher annahm. (Die Äußerungen von M. Jerosch auf S. 68, letzter Absatz und S. 168—169 — vorzügl. S. 169 Ende des 1. Absatzes — lassen so recht deutlich erkennen, wie oberflächlich diese Schriftstellerin gearbeitet hat; ein näheres Eingehen auf diese Punkte halte ich für völlig überflüssig.)

daß während der zweiten kühlen Periode im mittleren Norddeutschland zwischen Elbe und Oder wahrscheinlich ein Klima herrschte ähnlich dem gegenwärtig im Gebiete der unteren Weser und der Ems herrschenden Klima, daß das Klima der ersten kühlen Periode wesentlich kühler und feuchter als das der zweiten kühlen Periode war[1]), und daß während des zweiten durch ausgeprägt kontinentales Klima ausgezeichneten Zeitabschnittes die heißesten und trockensten Gegenden des nördlich der Alpen gelegenen Teiles Mitteleuropas wahrscheinlich ein dem gegenwärtig im südwestlichen europäischen Rußland herrschenden ähnliches Klima besaßen.

Die vorstehend geschilderten Änderungen waren nun sicher nicht die einzigen, welche das Klima der Postglazialzeit erfahren hat. Ohne Zweifel fällt wie zwischen die letzte Eiszeit und die Steppenzeit der ersten heißen Periode so auch zwischen die erste kühle Periode und den zweiten durch ausgeprägt kontinentales Klima ausgezeichneten Zeitabschnitt, den trockensten Abschnitt der zweiten heißen Periode, ein Zeitabschnitt, dessen Klima wärmer als das der Gegenwart, ähnlich dem des ersten warmen Abschnittes der ersten heißen Periode, wenn auch nicht ganz so warm wie dieses, war. Während dieses Zeitabschnittes breiteten sich die Einwanderer des ersten warmen Abschnittes der ersten heißen Periode, welche nach ihrer Neuausbreitung nach dem Ausgange der Steppenzeit[2]) während der ersten kühlen Periode eine nochmalige Gebietsverkleinerung erfahren hatten, wieder aus. Dieser Zeitabschnitt war ohne Zweifel in ähnlicher Weise mit der ersten kühlen Periode verknüpft wie der erste warme Abschnitt der ersten heißen Periode mit der letzten Eiszeit. Die Wandlung des Klimas während der Zeit vom Höhepunkte des trockensten Abschnittes der zweiten heißen Periode bis zum Beginne der zweiten kühlen Periode entsprach wohl der Wandlung, welche das Klima während der Zeit vom Höhepunkte des trockensten Abschnittes der ersten heißen Periode bis zum Beginne der ersten kühlen Periode durchgemacht hatte.

Ob das Klima Mitteleuropas noch weitere Änderungen erfahren hat, läßt sich aus der gegenwärtigen Verbreitung der Phanerogamen im nördlicheren Europa nicht erkennen. Auch die Resultate der Untersuchung der jüngeren Quartärbildungen des nördlicheren Europas bieten keinen Anhalt für die Annahme einer noch weiter gehenden Änderung des mitteleuropäischen Klimas während der seit dem Ausgange der ersten heißen Periode verflossenen Zeit. Sie lassen meines Erachtens aber das Vorhandensein der beiden kühlen Perioden aufs deutlichste erkennen.

---

[1]) Vergl. Schulz, Entwicklungsgesch. d. gegenw. phan. Flora u. Pflanzendecke Skandinaviens S. 172 [116].

[2]) Bei dieser erwarben sie sich in der Schweiz nicht entfernt ein so bedeutendes Gebiet, wie sie es in ihr während der Zeit ihrer Einwanderung und Ansiedlung besessen hatten.

Penck und Brückner freilich sind anderer Ansicht[1]). Sie nehmen auf Grund ihrer Untersuchungen im Alpengebiete an, daß sich die Vergletscherung der Alpen seit der Zeit des Maximums des Bühlstadiums[2]) nicht eilig und gleichmäßig zurückgezogen hat, sondern daß deren Rückzug durch zahlreiche Halte und neue Vorstöße, von denen zwei[3]), die sie als Gschnitzstadium und Daunstadium bezeichnen[4]), besonders hervortreten, unterbrochen wurde. Es schaltet sich nach ihrer Ansicht zwischen die Zeit des Bühlstadiums und die Gegenwart eine lange Übergangszeit mit einem Klima ein, dessen allmähliches Milderwerden von einzelnen glazialen Rückfällen oder wenigstens Pausen unterbrochen wurde[5]). Von den beiden genannten Stadien beendet das ältere und bedeutendere, das Gschnitzstadium, einen Vorstoß der Gletscher; es läßt sich aber nicht feststellen, wie groß die Schwankung zwischen dem Bühlstadium und ihm war[6]). In welcher Weise das jüngere Stadium, das Daunstadium, auf das Gschnitzstadium gefolgt ist, läßt sich nach Pencks Meinung[7]) nicht näher bestimmen; er scheint aber zu glauben, daß es ebenso wie das Gschnitzstadium einen Gletschervorstoß beendet[8]). Meines Erachtens sprechen aber die Resultate der Untersuchungen von Penck und Brückner nicht im geringsten gegen die Annahme, daß die Zeit des Gschnitzstadiums mit dem Höhepunkte meiner ersten kühlen Periode, die des Daunstadiums mit dem Höhepunkte meiner zweiten kühlen Periode identisch ist, daß also zwischen die Zeiten dieser beiden Stadien sowie zwischen die Zeit des Gschnitzstadiums und die — von mir zur letzten Eiszeit gerechnete — Zeit des Bühlstadiums je ein Zeitabschnitt fällt, während welches die Vergletscherung der Alpen einen wesentlich geringeren Umfang besaß als in der

[1]) In ihrem im vorstehenden schon mehrfach angeführten — noch nicht abgeschlossenen — Werke: Die Alpen im Eiszeitalter (Leipzig 1901 u. f.); vergl. auch Penck, Die alpinen Eiszeitbildungen und der prähistorische Mensch. Archiv f. Anthropologie. (N. F. Bd. 1. 1903. S. 78—90.)

[2]) Vergl. hierzu S. 168. Die Zeit des Bühlstadiums, welche wohl mit dem Zeitabschnitte der Ancylussenkung der Skandinavischen Halbinsel oder wenigstens des nördlicheren Ostseegebietes identisch ist, habe ich, wie schon gesagt wurde, ebenso wie die ihr vorausgehende Zeit der Achenschwankung in vorliegender Abhandlung zur letzten Eiszeit gerechnet. Diese reicht bis zum Beginne der ersten heißen Periode.

[3]) „Wir wagen nicht zu behaupten, daß damit ihre Zahl erschöpft wäre" (Penck u. Brückner, a. a. O. 4. Lief. S. 374).

[4]) „Der Unterschied dieser Stadien von den eiszeitlichen Vergletscherungen beruht in ihrer weit kürzeren Dauer" (Penck in Penck u. Brückner, a. a. O. 4. Lief. S. 373).

[5]) Penck in Penck u. Brückner, a. a. O. 4. Lief. S. 373.

[6]) Penck in Penck u. Brückner, a. a. O. 4. Lief. S. 374. Penck glaubt aber nicht, daß sich die Gletscher bei dieser Schwankung bis zu demjenigen Umfange, welchen sie in der Gegenwart besitzen, oder sogar bis zu einem noch geringeren verkleinert haben; vergl. a. a. O. 4. Lief. S. 390, sowie Penck, Die alpinen Eiszeitbildungen, a. a. O. S. 83.

[7]) Penck in Penck u. Brückner, a. a. O. 4. Lief. S. 351.

[8]) Penck, a. a. O. 4. Lief. S. 381.

Gegenwart[1]. Bei dieser Annahme läßt sich natürlich nicht von einem durch zahlreiche Halte und neue Vorstöße unterbrochenen Rückzuge der Vergletscherung der Alpen seit der Zeit des Maximums des Bühlstadiums sprechen. Gschnitzstadium und Daunstadium gehören vielmehr zu zwei durchaus selbständigen Vergletscherungen der Alpen[2], die sich von den Vergletscherungen der Alpen während der großen Eiszeiten[3] nur durch ihren viel geringeren Umfang und ihre viel kürzere Dauer unterscheiden.

---

[1] Während des Höhepunktes des trockensten Abschnittes der ersten heißen Periode war wahrscheinlich ein großer Teil der heutigen Gletscher gar nicht vorhanden und waren die vorhandenen Gletscher wesentlich kleiner als gegenwärtig.

[2] D. h. jedes der beiden Stadien beendete den Vorstoß der Vergletscherung einer selbständigen Vergletscherungsperiode der Alpen.

[3] In meinem Sinne vergl. S. 160. Anm. 3.

✓

Ankömmlinge in der Pflanzenwelt Mitteleuropas während des letzten halben Jahrhunderts.

IX.

Von **Dr. F. Höck**
in Luckenwalde.

Nachträge zu früheren Teilen [1]).

Neue Arten:

XXXIV. *Adlumia fungosa*: Atlant. Nordamerika.

Br Garten b. Tschetschnow unweit Frankf. a. O., schon seit Jahren verw. (Karstädt n. briefl. Mitteil. Aschersons, vgl. auch Teil I, S. 8, Anm. Beih. z. Bot. Centralbl. 9, S. 248, Anm. **).

XXXV. *Corydalis glauca*: Neu Schottland bis zum Felsengebirge u. Minnesota.

Nl Vuyck Ned. Kr. Arch. 2 deel 4 stuk 1903, S. 1001.

XXXVI. *Coronopus niloticus (Senebiera n.)*: Ägypten.

Ms Roßlau: Elbstrand bei der Hautwollefabrik Rodleben 1903 (Zobel n. Ascherson briefl.).

XXXVII. *Bupleurum fontanesii*. (Nach Nymen = *B. odontites*: Mittelmeergebiet.

T Mühlau nächst d. Kettenbrücke verschleppt (Murr, D. bot. M. XX, 1902 S. 120).

XXXVIII. *Helianthus serotinus*: Nordamerika? (vielleicht durch Zucht in Europa aus andern Formen entstanden; in Böhmen viel gebaut).

N An einer Stelle des Weidlingbaches zwischen Klosterneuburg und Weidling in einigen Exemplaren verwildert (Ginzberger, LVI und LVII Ber. d. Sekt. f. Botanik. S. 2. Abdruck aus Z.-b. G. Wien 1903).

---

[1]) Da der nächste Teil den zusammenfassenden Schlußteil dieser Arbeit bilden wird, bitte ich die Herren Fachgenossen, denen noch Ankömmlinge bekannt sind, welche hier nicht genannt wurden, mir davon möglichst bald Mitteilung zu machen.

XXXIX. *Hablitzia thamnoides*: Kaukasus.

Ms Zaun der Oberförsterei Lödderitz zw. Barby. u. Acken (Zobel n. Ascherson briefl.).

XL. *Cycloloma atriplicifolium* Coult. (= *C. platyphyllum* Moqu. Tand.): N. Amerika (eingebürgert in Italien).

Sw Hamburg: Dampfmühle bei Wandsbek (J. Schmidt, 1903, von Ascherson bestimmt u. mir nachträglich mitgeteilt).

Neue Standorte.

32. *Brassica elongata* var. *armoracioides*.

Ns Borkum (v. Seemen n. Aschersons Mitteil.).
Bd Mannheim: Mühlau (Lutz n. Ascherson briefl.).

81. *Malva verticillata*.
Bd Mannheim: Mühlau (Lutz n. Ascherson briefl.).

286. *Ambrosia trifida*.
Pm Swinemünde (Ruthe n. Aschersons briefl. Mitteil.).

287. *A. artemisiifolia* desgl.

288. *Cyclachaena xanthiifolia*.
Bd Mannheim: Ludwigshafen (Lutz an Ascherson briefl.).

329. *Chrysanthemum suaveolens*.
St Graz mehrfach[1]) (Fritsch, Öst. B. Z. 53, S. 263).
T Innsbruck mehrfach (Murr, D. b. M. 20, 1902).

383. *Phacelia tanacetifolia*.
Hc Ohrdruf (briefl. Mitteil. v. Prof. Thomas).
K Gmünd: Schutt (Glowacki 1901 u. 1902 n. Fritsch, Öst. b. Z. 1905, Nr. 10).
St Tobelbad (Fritsch eb.).

439. *Collinsia bicolor*.
T Arco, verw. (Brenn v. Murr bestimmt und veröffentl. D. B. M. XX, 1902, S. 123).

443. *Linaria bipartita*.
Wp Neukrug an Wegen (Preuss, Jahres-Ber. d. preuß. bot. V. 1902/1903, S. 30).

---

[1]) Herr Prof. Ascherson, der mich gütigst auf diesen neuen Fund aufmerksam machte, teilte mir bei der Gelegenheit folgende Druckfehler aus dem VI. Teil der Arbeit mit:

S. 48, Z. 2 v. ob. Laufbrücke bei Thorn: Laskowitz (vgl. Phys. Ök. Ges. XXXI) statt Lautbrücke Lankowitz.
„ 48, „ 14 v. unt. Weiß statt Weise.
„ 49, „ 1 v. ob. Moorwiesen statt Marschwiesen.

In Teil VIII dieser Arbeit fand er folgende Druckfehler:

S. 387, Z. 15 v. ob. Prollius statt Prellius.
„ 388, „ 2 v. ob. (*Eutoca*) statt (*Eutrix*).
„ 405, Fußnote 1, Zeile 3: S. Rocco statt S. Kokko.

445. *L. purpurea.*

T Seit mehreren Jahren auf einer Gartenmauer in Jenbach verw. (Murr, D. b. M. 20, 1902, S. 122).

521. *Euphorbia engelmanni.*

T Arco (Murr[1]), Allg. bot. Zeitschr. 9, 1903, S. 144, von ihm fälschlich in D. b. M. 1902, S. 53 zu *E. polygonifolia* gerechnet).

523. *E. preslii.*

Süd-T (Magnus, Öst. b. Z. XLVI 18f.).

524. *E. polygonifolia.*

T Innsbruck, bot. Garten, verw. (Murr, Allgem. bot. Zeitschrift 9, 1903. S. 144; danach auch im botan. Garten zu Prag).

541. *Pinellia tuberifera.*

Br Berlin: Alter Botanischer Garten (Ascherson u. Graebner, Syn. II, 2, S. 389).

E (Straßburg?) (Kirschleger, Flore d'Alsace II, 208).

T Kufstein in Defreggers Garten (Defregger n. Ascherson u. Graebner, a. a. O.).

559. *Commelina*[2]) *communis.*

T Trient: Villa Rossi verschleppt (Murr, D. b. M. 20, 2902, S. 122).

IX.

564. *Zizania aquatica*: Nord-Am. u. Nordostasien[3]).

Br Berlin: Grunewald; nach Mitteil. an Herrn Prof. Ascherson, von diesem selbst nicht gesehen.

565. *Phalaris truncata*: S. Europa, westl. Nordafrika[4]).

---

[1]) Von den unter 510 anmerkungsweise genannten *Chenopodium*-Arten nennt Murr eb. S. 143 aus **T** die schon aus anderen Gebieten bekannten *Ch. leptophyllum* u. *hircinum* (aus d. Nähe v. Trient) und das aus Mitteleuropa bisher noch nicht genannte *Ch. berlandieri* von Mühlau, *Ch. hircinum* auch **Bd** Freiburg: Alte Güterhalle (Thellung, B. V. Bd. 1903, S. 336) vor.

[2]) *Dracunculus* wird für Triest von Marchesetti als verwildert, von Pospichal als heimisch angegeben (briefl. Mitteil. Aschersons).

[3]) Da die im folgenden neu behandelten Arten sämtlich schon in der „Synopsis der mitteleurop. Flora" v. Ascherson u. Graebner behandelt sind, werden die Heimatangaben in der Regel nur danach gemacht, nur bei Ergänzungen hierzu Quellenangaben hinzugefügt.

[4]) *Phalaris brachystachys (quadrivalvis):* Mittelmeerländer (nordw. bis Istrien), Makaronesien.

Br Sommerfeld 1897 (R. Schultz in Ascherson-Graebner, Synopsis II, 20).

Schw Genf (Déséglise. B. S. B. Belg. XXII, 1, 111).

L Triest: Campo Marzio (Marchesetti, Soc. Adr. VII, 168; im wärmeren Istrien hier und da: bei Mondellebotte. S. Lorenzo. Corridico, vorübergehend auch im neuen Hafen zu Triest (Pospichal, Fl. d. österr. Küstenl. I, 60).

Os Dresden, Schutthaufen bei Plauen (spärlich, Wolf nach Schorler in Abh. d. naturwiss. Ges. Isis, 1898, S. 97).

566. *Anthoxanthum aristatum*: Urwüchsig wohl nur in den Mittelmeerländern von Europa (nordwärts wohl bis W. Frankreich) und Nordwestafrika, aber durch ganz Westeuropa verschleppt, nordwärts bis Dänemark und Südschweden.

Be Brüssel (Sonnet, vergl. Durand. Prodrome de la flore Belge. Phanérogames, p. 83).

Nl Seit 40 Jahren, wo sie zuerst in Twente wahrgenommen, **eingebürgert**. Später noch im Achterhoek vor Geldern an verschiedenen Stellen bei Apeldoorn, Loenen und Harderwijk (Heukels, Schoolfl. v. Nl., 9. Aufl., S. 156).

Ns Im Lüneburgischen seit etwa 1858 sehr häufig, von dort seit den siebziger Jahren sich immer mehr nach Norden und Westen verbreitend, seit den achtziger Jahren auch im Oldenburgischen, 1884 schon bei Bentheim **massenhaft**; im Bentheimischen und Lingenschen, auch schon bei Meppen, 1880 einige Expl. auf einem Wege d. Wüste (Buschbaum, Fl. d. Reg.-Bez. Osnabrück. 2. Aufl.. S. 332). 1896 im Wendland häufig (Buchenau, Fl. d. nordwestd. Tiefebene 65f.), Borkum (1894 F. Wirtgen n. Buchenau, Fl. ostfries. Ins. 55).

Sw Wanderpflanze, zuerst bei Hamburg auf Schutt, jetzt in der Umgegend stellenweise **massenhaft** auf sandigen Äckern (Prahl, Fl. d. Prov. Sw., 2. Aufl., S. 23); Segeberg: Acker und Heideland bei Ulzburg (Sack, Ber. d. b. G. 10, 1892, S. (87); Amrum (Seemen, Engl. J. 25, Beibl. Nr. 62, S. 6f.).

Me 1883 (Wiese, 37. Jahrg. d. Meckl. Arch.), 1884 Schwerin an der Werder-Chaussee (Blanck 80) n. Aschersons Aufzeichn.

P Wolgast i. d. Tannen (Jessen, Deutsche Exkursionsfl., S. 584); Kolberg: Dünen vor Deep (Graebner. Verh. Brand. XXXVI. S. XXV); Usedom (Winkelmann, Ber. d. b. G. 20, 1903, S. (168)).

Wp Schwetz a. d. Oscher Chaussee bei Klunkwitz sowie zwischen diesem Ort und Butzig (Grütter n. Abromeit, Ber. d. b. G. 9, S. (104).

Sl Breslau 1880 an den Böschungen des Wasserhebewerkes bei Neu-Holland mit Luzerne eingeschleppt (Uechtritz, Ber. d. Durchforsch. d. schles. Phanerogamenfl. i. J. 1882, S. 6); Grünberg: Vorstadt (Schube, Ber. d. b. G. IX, 1891, S. (110); Liegnitz zw. Rüstern u. Sechshuben (Figert, Schube in Fiek u. Schube, Ergebn. d. Durchf. d. schles. Phanerogamenfl. i. J. 1892, S. 23); Görlitz: Grasplätze d. Anlagen oberh. d. Aktienbrauerei nicht selten (Barber n. Fiek u. Schube eb. i. J. 1894, S. 30); Hirschberg Kavalierberg (Fiek n. Schube eb. i. J. 1897, S. 4).

Br Schon 1882, später mehrfach vorübergehend namentlich unweit Berlin, doch auch bei Spremberg n. Aschersons Auf-

zeichn.; dann Pritzwalk: Triglitz, wohl ebenso **eingebürgert** wie im Lüneburgischen. (Jaap, Ber. d. b. G. 8, 1890, S. 113).

Hc Erfurt (Haußknecht, Irmischia, 1882, S. 33); Braunschweig: zuerst im J. 1873 v. Drude am Zuckerberge gefunden (Bertram, Fl. v. Braunschw., 3. Aufl., S. 247); neuerdings mehrfach gefunden im Herzogl. Küchengarten, bei der Abdeckerei vor d. Wendentore 1884 reichlich (ebenda S. 349); Blankenburg: Vogelherd (n. ebd. 4 Afl. in Peter, Fl. v. S. Hannover, S. 23). Hannover: Sandberg hinter Herrenhausen, Gartenburg, hinter Herrenhausen n. Hainholz, hinter d. List, am Weg von Herrenhausen n. d. Entenfang (Mejer, Fl. v. Hannover, S. 180).

Bd Freiburg: Alte Güterhalle (Thellung, Mitteil. bad. bot. V. Nr. 189, 1903, S. 336).

W Hamm auf einer seit Jahren als Schafweide dienenden Brache (Bunge) Holzwickede auf einer als Schafweide dienenden Brache am Buchholz (Demandt, Beckhaus-Hasse, Fl. v. W., S. 949).

Mr Heusenstamm am Hengster bei Frankfurt a. M. (Dürer, D. b. M. VI., S. 72).

Bd Ziemlich reichlich im Hafen bei Kehl (Ludwig[1]), Beitrag z. Adventivfl. v. Straßburg i. E. i. Mitteil. d. philomat. Ges. in Elsaß-Lothr. X, 1902, Heft 2, S. 530).

B 1871 am Bahnhof Dutzendteich beobachtet (Schwarz, Fl. v. Nürnberg-Erlangen, S. 1217).

T Bei d. Figgen unweit Völs (Innsbruck) an der Ober-Inntalbahn einige Expl. (Murr, Öst. b. Z. 33, S. 276).

567. *Tragus berteroanus*: Warme Länder beider Erdhälften.

Br Sommerfeld (Bradtke, Verh. Brand. XX, 1878, S. XXIXf.).

568. *T. koelerioides*: Süd-Afrika.

Br Sommerfeld (Bradtke ebenda).

569. *Panicum vaginatum (Digitaria paspaloides)*: Wärmere Länder der ganzen Erde, in Europa nur Frankreich; Ligurien.

Hc Döhrener Wollwäscherei (Alpers, N. V. Lüneburg XIV, 1896/98, S. 70).

570. *Panicum racemosum (Paspalus racemosus)*: Peru.

Sw Helgoland einmal ein Stock (Gätke n. Ascherson, Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen IV, 1, S. 99).

571. *P. dichotomum*; Nord-Amerika.

B Auf Sand bei der Tullnau 1889 (Schwarz, Fl. d. Umgegend v. Nürnberg-Erlangen, S. 1332).

---

[1]) Hiernach findet sich auch Zea mays, die nach Koch nur gebaut im Gebiete vorkommen sollte (wie wohl alle gebauten Gräser) gelegentlich verw. od. verschleppt, so auch bei Nürnberg (Schwarz a. a. O.) ja gar noch bei Hamburg (Aschersons Aufz.).

572. *P. amplexifolium*: Habesch.

E Straßburg: Hafen auf d. Sporeninsel (Ludwig, Mitteil. philomat. Ges. X, 1902, S. 530).

573. *P. (Echinochloa) eruciforme*: Mittelmeerländer, Indien, Habesch, Südafrika.

Be Goe (Durand, B. S. B. Belg. XXIV, 2, 144).

Br Berlin: Teglerstraße (R. u. O. Schulz, Verh. Brand. XXXVIII, 1896, S. XLVIII).

574. *P. colonum*: Warme Gegenden der ganzen Erde, auch Spanien, Süditalien, Sicilien.

Sw Altona: Kaffeeabfälle b. d. Altonaer Wasserwerken unweit Blankenese (J. Schmidt, W. Timm, Prahl, Ber. d. b. G. X, 1891, S. 86).

575. *P. compressum*: Sicilien.

Be Kiesige Stellen an der Vesdre zw. Dolhain u. Pepinster (Halin, B. S. B. Belg. XXXIV, 1895, II. p. 148).

576. *P. scribnerianum*: Nordamerika.

Bd Karlsruhe: Rheinufer in einem kräftigen Stock (Kneukker, Bot. Bd. V, Nr. 187/188, S. 321).

577. *P. repens*: Mittelmeerländer, Madeira, südl. u. trop. Ostafrika.

Be Löwen: Wilsele (Paque, B. S. B. Belg. XXVI, 1886, II. p. 23).

578. *P. proliferum*; Nordamerika.

Ns Bremen: Lesumer Wollwäscherei 1889 und an einer Dampfmühle 1894 (Bitter, N. V. Bremen XIII, S. 290).

Os Dresden: Sandiges Elbufer, Übigau gegenüber 1898 (Stiefelhagen nach Aschersons Aufz.[1]).

579. *Cenchrus tribuloides*: Nordamerika.

Ms Roßlau (Zobel n. Ascherson briefl.).

Sw Hamburg: Altonaer Wasserwerke unweit Blankenese (Prahl, J. Schmidt, W. Timm 1891, Ber. d. b. G. X., S. (86).

580. *Chloris monostachya (distachya)*: Tropen d. Alten Welt.

Be Flußkies d. Vesdre zw. Dolhain u. Pepinster eingeschl. (Halin, B. S. B. Belg. XXXIV, 2, 148).

581. *Ch. barbata*: Tropen d. Alten u. d. Neuen Welt.

Ns Bremen: Lesumer Wollwäscherei (Bitter, N. V. Bremen XIII, 290 als *Pollinia ciliata*; vom Verf. selbst nach Mitteil. an Herrn Prof. Ascherson v. 27. 4. 1900 als *Ch. barbata* erkannt).

---

[1]) In diesen findet sich auch die Mitteilung, daß ein nicht sicher bestimmbares *Panicum* von Hülsen, Juli 1897 bei Genthin in d. Kgl. Forst auf einem Sandweg gesammelt sei.

Br Luckenwalde: Hetzheide auf Wollresten (Bernau, vgl. Ascherson. Voss. Zeitung 14. 2. 1894); Sommerfeld: Senkgrube bei der Neumühle 1897 (R. Schultz, Verh. Brand. 40, S. 35).

Bd Mannheim: Ölfabrik 1888 (Lutz, vgl. Ascherson, Verh. Brand. XXX, S. XXXII).

582. *Ch. multiradiata*: Trop. u. südl. Afrika.

Br Sommerfeld (Brandtke u. Warnstorf nach Ascherson, Verh. Brand. XX, 1878, S. XXXII.)
Ms Roßlau (Zobel u. Ascherson briefl.).

583. *Ch. radiata*: Trop. Amerika.

Sw Hamburg: Wollkämmerei am Reiherstieg (Schmidt, D. b. M. XIV, 540 als *Ch. pallida*).

Hc Döhrener Wollwäscherei (Alpers nach Ascherson in Ber. d. bot. Ges. VIII. S. [121]).

584. *Ch. truncata*: Warme Länder der Alten u. Neuen Welt.

Sw Hamburg: Wollkämmerei am Reiherstieg (Schmidt, D. b. M. XIV, 1896, S. 54; eb. XIII, 1895, S. 111, dort fälschlich als *Ch. barbata* bezeichnet).
Br Sommerfeld 1897 (R. Schultz, Verh. Brand. 40, S. 55).

585. *Beckmannia eruciformis*: Südosteuropa bis Ungarn und Mittelitalien, West-, Nord- und Ostasien, Nordamerika, eingeschl. auch in Polen.

Sw Hamburg: Diebsteich 1886 (Timm, Ber. d. b. G. V, S. CIII).
Br Berlin: Rüdersdorf 1887 (Lehmann, vgl. Ber. d. b. G. VI. S. CXII u. Behrendsen, Verh. Brand. XXX, S. 284).
Sl Breslau (Schube, Verbr. Gefäßpfl. Sl., S. 27).

586. *Dinaeba retroflexa*; Südasien, Nordostafrika, eingeschl. in den Mittelmeerländern.

Br Berlin: Tegeler Straße 1896 (R. u. O. Schulz, Verh. Brand. XXXVIII, S. XLVIII).
Bd Mannheim: Ölfabrik (Lutz briefl. an Ascherson).

587. *Dactyloctenium aegyptium*: Südöstl. Mittelmeerländer.

Sw Hamburg: Wollkämmerei am Reiherstieg 1901 (Ascherson-Graebner, Synopsis II, 1, 169).
Br Sommerfeld (R. Schultz 1899 nach Ascherson, Verh. Brand. 42, S. 286).

588. *Eleusine indica*: Wärmere Länder beider Erdhälften.

Be Bahnhof Gent 1857 (Scheidweiler n. Ascherson-Graebner, Synopsis II, 90); Kies der Vesdre zw. Dolhain u. Pepinster (Halin, B. S. B. Belg. XXXIV, 148).

Ns Bremen: Lesumer Wollwäscherei (Bitter, briefl. Mitteil. an Herrn Prof. Ascherson).

Sw Hamburg: Kaffeeabfälle (J. Schmidt, D. b. M. X, 1891, S. 125).

Br Berlin: Tegelerstraße 1896 (R. u. O. Schulz, Verh. Brand. XXXVIII, S. XLVIII).

Hc Döhrener Wollwäscherei, selten (Alpers, B. V. Lüneburg XIV u. Ascherson, Ber. d. D. b. G. VIII, S. 121).

Bd Mannheim: Ölfabrik (Ascherson, Verh. Brand. XXX, S. XXXII).

Wb Geislingen: Allenstadt 1888 (Herter, Naturw. Jahreshefte, XLIV, S. 19).

L Ehemals am Campo Marzio (Pospichal, Fl. d. österr. Küstenl. I, 52).

589. *E. coracana (E. tocusso)*: Habesch.

E Straßburg: Hafen auf der Sporeninsel 1901 (Ludwig, Philomat. Ges. X, 1902, S. 530).

L) Ehemals am Campo Marzio; **eingebürgert** in einigen Orten Unter-Friauls, namentl. in Borgo S. Valentino auf Straßenrändern und Angern (Pospichal a. a. O.; nach Ascherson-Graebner, Synopsis vielleicht zur vorigen oder folgenden Art gehörig).

590. *E. tristachya*: Außertrop. Südamerika; eingebürgert auch auf d. Azoren, in Spanien und Italien.

Sw Hamburg: Wollkämmerei a. Reiherstieg 1894 (J. Schmidt, D. b. M. XIV, 54 als *E. coracana*) u. Kl. Grasbrook 1896 (J. Schmidt in Ascherson-Graebner, Synopsis II, 91).

Ms Roßlau (Zobel u. Ascherson briefl.).

Hc Döhrener Wollwäscherei, 1889 häufig (Alpers, B. V. Lüneburg XIV, vgl. auch Ber. d. D. b. G. VIII, S. 121).

591. *Stupa tortilis*: Mittelmeerländer, Kanaren, Kapland.

Be Tournay (Bernimoulin, B. S. B. Belg. XXIV, 2, p. 37).

Sw Hamburg: Wollkämmerei am Reiherstieg (Zimpel, D. b. M. XVII, 1899, S. 125).

592. *S. formicarum:* Südamerika (Argentinien u. wahrscheinl. auch Brasilien), eingeschl. auch bei Montpellier.

Sw Hamburg: Wollkämmerei am Reiherstieg (J. Schmidt, D. b. M. XIV, 1896, S. 54 als *S. hyalina*).

593. *S: intricata*: Argentinien; eingeschl. auch bei Montpellier.

Br Berlin: Humboldt-Mühle b. Tegel (R. u. O. Schulz, Verh. Brand. XL, 1898, S. LXXXI).

594. *Phleum graecum*: Östl. Mittelmeerländer.

Sw Hamburg: Diebsteich 1885 u. 1886 (C. Timm bei J. Schmidt, Osterprogramm d. Johanneums, 1890, S. 30).

Br Rüdersdorf 1894 a. 1896 (R. u. O. Schulz, Verh. Brand. 38, S. 90); Oranienburg: Dampfmühle, 1893, und Köpenick: Dampfmühle, 1897 (Ascherson, Verh. Brand. 42, S. 286).

Ms Magdeburg: Hohendodelebener Weg 1898 (Fitschen, N. V. Magdeb., 1898—1900, S. 149).

Hc Erfurt: Kiesgrube bei Ilversgehofen (Reinecke, B. V. Thüringen 13/14, 1899, S. 120).

E Straßburg: Hafen auf der Sporeninsel 1902 (Ludwig, Mitteil. d. Philomat. Ges. X, S. 531).

595. *Polypogon elongatus*: Uruguay bis Mexiko und (wahrscheinl. eingeschl.) auf den Kanaren.

Be Um Verviers auf Kies der Vesdre von Dolhain bis Pepinster; Wollwäscherei bei Renouprez (Durand, B. S. B. Belg. XXIV, 2, p. 144; Halin, eb. XXXIV, 2, p. 148 als *P. litoralis*; vgl. Ascherson-Graebner[1]), Synopsis II, 1, 164).

Sw Hamburg: Wollkämmerei am Reiherstieg auf d. Insel Wilhelmsburg (J. Schmidt, seit 1896, D. b. M. XIII, 111 als *P. maritimus*: eb. XIV, 54 als *P. affinis*, gehört nach Ascherson-Graebner, Synopsis II, 1, 163 hierher).

596. *Sporobolus indicus*: Warme Länder fast der ganzen Erde.

Sw Hamburg: Wollkämmerei am Reiherstieg 1895 u. 1899 Zimpel nach Ascherson-Graebner, Synopsis II, 1, 169).

Ms Roßlau (Zobel n. Ascherson briefl.).

597. *Sp. cryptandrus* var. *strictus*: Westl. Nordamerika.

T Mühlan unweit Innsbruck (Murr, D. b. M. 20, 1902, S. 123).

598. *Agrostis nebulosa*: Spanien.

Sw Hamburg: Winterhuder Bruch, verw. (J. Schmidt, Ber. d. b. G. IX, 1891, S. 126).

599. *Trisetum aureum (condensatum)*: Östl. Südeuropa (nordwärts noch i. d. Provence).

L Triest: Campo Marzio 1877—81, eingeschl. (Marchesetti, Soc. Adr. VII, 167).

600. *T. paniceum*: Westl. Südeuropa (nordw. bis z. Provence), Kanaren, auch Algerien (Battandier-Trabut, Fl. d'Alger p. 64).

Sw Hamburg: Wollkämmerei am Reiherstieg (J. Schmidt n. Ascherson-Graebner, Synopsis II, 275).

Bd Freiburg: Alte Güterhalle (Thellung, B. V. Bd. 1903, S. 336) als *T. neglectum*.

601. *Danthonia aeroides*: Südafrika.

Be Kies d. Vesdre zw. Dolhain u. Pepinster (Halin, B. S. B. Belg. 34, 2 p. 148 als *Agrostis alpina*).

---

[1]) Vgl. eb. über angebliches Vorkommen von *P. litorale* in **L**.

602. *Diplachne fusca*[1]: Heimisch im trop. Asien, Australien und Afrika (auch Ägypten), eingebürgert auch in Argentinien und von dort wahrscheinl. mit Wolle eingeschleppt.

Sw Hamburg: Wollkämmerei am Reiherstieg seit 1896 (J. Schmidt u. Jaap. D. b. M. XIV, 54, und XVI, 115).

603. *Melica altissima*: Mittelasien bis Ungarn.

Sw Altona: einmal in einer Gartenhecke bei Flottbeck (C. T. Timm in Prahls Krit. Fl. v. Sw., Bd. II, S. 254).

Br Wrietzen: Park in Kunersdorf (Schäde n. Ascherson-Graebner, Synopsis II, 1, 348).

Sl Am rechten Neißeufer zw. Posottendorf u. Moys verw. (Schmidt nach Barber, Fl. d. Oberlausitz (Abhandl. N. G. Görlitz XXIII, 1901, S. 59).

Ms Dessau: Luisium (Hermann, Verh. Brand. 43, 1902, S. 148).

Hc Erfurt: Kleeacker vor d. ehemal. Löbertor (Reinecke, B. V. Thür. N. F. IX, S. 5).

604. *Koeleria pubescens (villosa)*: Mittelmeerländer von Kreta und Zante bis Algerien, Katalonien u. zur Provence.

L Triest: Campo Marzio 1878—80 (Marchesetti, Soc. Adr. VII, Fl. Triest. 630).

605. *Eragrostis caroliniana (purshii)*: Nord-Mexiko, Verein. Staaten, eingeschl. auch bei Warschau.

Sw Hamburg: Schutthaufen mit Kaffeehülsen (J. Schmidt, D. b. M. XIV, 1896, S. 53 als *E. suaveolens*), Wollkämmerei am Reiherstieg (eb. S. 54 als *E. abyssinica*), Dampfmühle bei Wandsbek (Zimpel, eb. XVII, S. 374) nach Ascherson-Graebner, Synopsis II, 1, 374 sämtlich zu einer Art gehörig.

Br Berlin: Botan. Garten **eingebürgert** (Ascherson-Graebner a. a. O.).

Sl Breslau: Botan. Garten und in der Sandvorstadt (Knebel nach Schube, Verb. Gefäßpfl. Sl. 28 nach der neuen vergrößerten Ausg. dieser Arbeit (S. 43) auch Sternstraße.

Os Dresden: Bot. Garten (Ascherson-Graebner a. a. O.).

B Würzburg: Botan. Garten (Rost nach Ascherson-Graebner a. a. O.).

606. *E. aegyptiaca*: Nordostafrika, Vorderasien, Süd-Rußland.

Ps Kr. Czarnikau: Staykowo in einem Garten verw. (Hülsen nach Ascherson-Graebner a. a. O., S. 375).

607. *Schismus arabicus*: Ägypten, Vorderasien bis Beludschistan und Dsungarei, Griechenland.

[1] Nach Ascherson-Graebner, Synopsis II, 1, 341 gehören wahrscheinlich auch hierher die von Döhren (Wollwäscherei), Ber. d. b. G. VIII, 1890, (S. 121) als *D. fascicularis* u. die von d. Baumwollenfabrik zu Allenstadt bei Geislingen (Württemberg) eb. u. VII. 1889. (S. 104) als „*Leptochloa* sp." genannten Pflanzen.

Sw Hamburg: Georgenwärder (J. Schmidt, D. b. M. XIV, 54 und nach Ascherson-Graebner, Synopsis II, 1. 377).

608. *Poa persica* (einschl. *P. diaphora*): Vorderasien bis Nordwestindien.

Sw Hamburg: Wollkämmerei am Reiherstieg 1897 (Pieper, D. b. M. XVI, 415 n. Ascherson-Graebner, Synopsis II, 1, 436; von Pieper als *P. concinna* bezeichnet).

Br Rüdersdorfer Kalkberge (Behrendsen, Verh. Brand. XXX, 1888, S. 284 als *P. (Glyceria) songarica*; vgl. Ber. d. b. G. 6, 1888, S. CXII).

609. *Festuca (Atropis)*[1] *angusta*: Südafrika.

Sw Hamburg: Wollkämmerei am Reiherstieg (J. Schmidt u. Jaap, D. b. M. XVI, 1898, 115 als *Eatonia pennsylvanica* u. XVII, 1899, 123 als *Glyceria tenuifolia*, vgl. Ascherson-Graebner, Synopsis II, 1, 461).

F. (Vulpia) alopecurus: Westl. Mittelmeerländer.

Br Berlin: Botan. Garten 1898 (Ascherson-Graebner, Synopsis II, 1, 549).

610. *Festuca (Vulpia) incrassata*: Algerien, Tunis, Balearen, Sardinien, Korsika, wahrscheinl. nur verschl. in Südfrankreich u. bei Genua.

Schw Genf (Déséglise, B. S. B. Belg. XXII, 1, 111).

611. *Bromus ciliatus*; Nordamerika, Nord- u. Mittelasien.

Br Berlin: Humboldtmühle bei Tegel (R. u. O. Schulz u. Conrad, Verh. Brand. XL, S. LXXXI u. eb. Bd. XLI, S. 423).

612. *B. rubens*: Mittelmeerländer, Kanaren.

Schw Genf 1874 (Déséglise, B. S. B. Belg. XXII. 1, 111).

613. *B. briziformis*; Kaukasus bis Nordpersien, verschl. od. verw. auch in Frankreich.

Sw Altona: verw. 1886 im Boothschen Garten zu Flottbeck (C. T. Timm in Prahls Krit. Fl. v. Sw. Bd. II, S. 261), Winterhuder Bruch (J. Schmidt, Ber. d. b. Ges. IX, S. [128]).

Br Berlin: Torf- u. Triftstraßen-Ecke (Osterwald, Ber. d. b. G. VII, S. (84), Bahnhof Charlottenburg 1895 (Behrendsen), auf einem wüstliegenden Acker beim Bahnhof Pankow-Heinersdorf 1896 (Conrad). Vgl. Behrendsen, Verh. Brand. 38, 1896, S. 97; nach Aschersons Aufzeichn. noch: Weißensee (Jahn).

Hc Ilversgehofen 1896 (Reinecke, N. V. Thür. XI, 17 u. XIII/XIV, 120).

Mr Darmstadt 1868, Luzerneacker (Scriba, Ascherson-Graebner, Synopsis II, 1, 622).

---

[1]) *F. (A.) procumbens*, welche schon in **Nl** heimisch ist, wurde früher vorübergehend in **Me** (Rostock) u. **P** (Wolgast) eingeschleppt beobachtet (Briefl. Mitteilung von Herrn Prof. Ascherson).

E Straßburg: Schutt am Ende der Wimpfelingstraße 1902 (Ludwig, Mitt. philomat. Ges. X, 1902, S. 582).

B Nürnberg: seit 1886 auf Schutthaufen; bei Schniegling (Schultheiß); Zentralfriedhof (mehrere Finder); Kirchhof zu St. Leonhard (Schultheiß), Forsthof (Schultheiß, Rüdel); (Schwarz, Fl. v. Nürnberg-Erlangen, S. 1264).

614. *B. macrostachys*: Mittelmeerländer (wohl kaum mehr heimisch im österr. Küstenland) bis Mittelasien und Sibirien.

Be Wilsele am Kanal (Paque, B. S. B. Belg. XXVII, 2, 23).

Sw Hamburg: Wollkämmerei am Reiherstieg (Zimpel, Pieper, D. b. M. XVI, 1892, 115; XVII, 1899, 125).

Ps Strelno (Salomon, Ber. d. b. G. IX, 1891, S. [112]).

Br Neuruppin mit Wolle eingeschl. bei d. Ebellschen Fabrik 1885 (Warnstorf), (Ascherson, Verh. Brand. 44, S. 161.

Hc Kiesgrube bei Ilversgehofen (Reinecke, N. V. Thür XIII/XIV, S. 120).

Schw Genf 1874 (Déséglise, B. S. B. Belg. XXII, 1, 111).

615. *B. unioloides*: Süd-Amerika u. nordwärts (ob ursprüngl.?) bis zur Union sowie in Südeuropa, Indien, Südafrika Tristan d' Acunha, verw. u. z. T. eingebürgert.

Be Wilsele bei einem Hüttenwerk als *B. schraderi* (Baguet, B. S. B. Belg. XXII, 1, 91); Kies der Vesdre um Verviers (Halin, eb. XXXIV, 2, 148).

Nl Middelburg: Schiedem (Vuyck, Ned. Kr. Arch. Ser. III. deel I, 76, 287).

Ns Bremen (Bitter. N. V. Bremen XIII, 292[1]).

Sw Hamburg: Hammerbrook (C. T. Timm, Ber. d. b. G. VII, 1889, S. 94); Ausschlägerweg, Diebsteich, Winterhuder Bruch (Jaap nach J. Schmidt, Progr., S. 52); Wollkämmerei am Reiherstieg (Pieper, D. b. M. XVI, 1898 (S. 115)).

Br Eberswalde (Buchholz, Verh. Brand. VIII, 173); Sommerfeld 1866, 1876) eb. XX, XXXIII); Berlin: Verbindungsbahn 1876 (Jahn); Tegeler Straße 1896 (R. u. O. Schulz); Koepenick (R. u. O. Schulz); Bahnhof Rangsdorf 1897 (Piotrowski, Ascherson); Tegel (R. u. O. Schulz, Ascherson) (nach Verh. Brand. XXXVIII, S. XLVII, XLII, S. 161).

Os Leipzig (O. Kuntze, Taschenfl. 37), Dresden: Schuttplatz unter der Marienbrücke spärlich (Wolf u. Schorler, Abhandl. Isis 1898, S. 98).

Hc Erfurt: Kiesgrube b. Ilversgehofen (Reinecke, B. V. Thür. N. F. IX, 5), Hannover: Döhrener Wollwäscherei (Alpers, Ber. d. b. G. VIII, S. 121).

---

[1]) Nach Ascherson-Graebner, Synopsis II, 1, 623 wohl die dort als *B. pendulinus* von der Lesumer Wollwäscherei 1892 u. von einer Dampfmühle angegebene Pflanze.

Bd Freiburg: Alte Güterhalle (Thellung, B. V. Bd. 1903, S. 336); Mannheim: Mühlau (Lutz u. Ascherson briefl.).

E Straßburg: Zieml. häufig auf Schutt in der Taulerstraße (1902), hinter d. Proviantamt (1901, 1902), sowie im Hafen vor d. Metzgertore (1901, 1902), auf d. Sporeninsel und besonders reichlich bei Kehl (1902) (Ludwig, Mitt. Philomat. Ges. X, 1902, S. 532).

B Nürnberg: Schutt bei d. Johannisbrücke 1897 (Schwarz, Fl. v. Nürnberg-Erlangen, S. 1266).

Bö Pilsen (Dědečeek n. Čelakovský, Prodr. 727).

616. *Triticum*[1] *sibiricum* (*β desertorum*): Südrußland und Vorderasien bis zum Altai.

Schw Kanton Waadt: Orbe: Épendes 1896 (Moehrlen, Ber. d. b. G. X, S. 133).

617. *T. prostratum*; Südrußland bis Vorderasien u. Sibirien.

Sw Hamburg: Dampfmühle b. Wandsbek 1897 (Pieper, D. b. M. XVI, 115).

Br Tegel: Humboldtmühle 1897 (R. u. O. Schulz, Verh. Brand. 40, S. 55).

Ms Magdeburg; Hohendodelebener Weg, häufig 1898 (Fitschen, N. V. Magd. 1898—1900, S. 194).

E Straßburg: einmal auf Schutt hinter d. Proviantamt 1900 (Ludwig, Mitt. Philomat. Ges. X, 1902, S. 532).

618. *T.*[2] *orientale*: Vorderasien u. Armenien bis Turkestan und Nordafrika.

---

[1]) Nur nebenbei erwähnt sei *T. cristatum*, das unter d. Namen *T. imbricatum* von Koch aus d. Gegend von Prag früher als vorhanden erwähnt wird, wahrscheinlich aber schon von **N** an (nach S.O. bis Sibirien und Vorderasien wie nach S.W. bis Spanien) verbreitet ist, aber bei Bremen, Hamburg, Berlin, Königsberg (Warschau), Erfurt, München und Yverdon (Kt. Waadt) verschl. beobachtet wurde (vgl. Ascherson-Graebner, Synopsis II, 1, 660), neuerdings auch bei Mannheim beobachtet wurde.

[2]) *T. cylindricum (Aegilops cylindrica)* Italien, nördl. Balkanhalbinsel, Ungarn, Südrußland u. wohl noch heimisch im österr. Küstenland.

Nl Deventer: Potthoefd 1894 (Carmiggelt, Ned. Kruidk. Arch. 3, ser. I, 287), Oostzoon (Heukels Schoolfl. 9. Druk 180).

Ns Bremen 1894 an d. Strafanstalt Oslebshausen (Focke n. Bitter, N. V. Bremen XIII, 292).

Sw Hamburg eingeschl. 1886, Hammerbrook in Menge (Timm, Ber. d. b. G. V, S. CIV), an d. Ankelmannstraße, am Diebsteich b. Altona und am Mennonitenkirchhof b. Ottensen (C. T. Timm n. Prahl, Krit. Fl. v. Sw. Bd. II, S. 268), Ausschlägerweg (Bruns), Agnesstraße (J. Schmidt, Progr. 38 als *Ae. caudata*).

Br Putlitz; Laaske Brennerei 1886 (Ascherson, Verh. Brand. XXVIII, 24), Berlin: Köpenick 1886 (Taubert, eb.), Rüdersdorf 1887 (Behrendsen, eb. XXX, 284. Ber. d. b. G. VI, S. CXIV), Tegel 1895 (R. u. O. Schulz, Verh. Brand. XXXVIII, 100).

Sl Breslau 1903 (Mitteil. von Prof. Pax an Prof. Ascherson).

Sw Hamburg: Wollkämmerei am Reiherstieg 1897 (Pieper, D. b. M. XVI, 115).

619. *T. speltoides*: Vorderasien, verschl. auch in Südeuropa.

Sw Hamburg: Wollkämmerei a. Reiherstieg 1897 (J. Schmidt u. Pieper, D. b. M. XVI, 115 als *Aegilops bicornis* (vgl. Ascherson-Graebner, Synopsis II. 1, 712).

He Erfurt: Kiesgrube b. Ilversgehofen (Reinecke, Thür. Bot. V. 1894 13/14, S. 120 (vgl. Ascherson-Graebner eb.).

620. *Hordeum jubatum*: Süd- u. Nordamerika, auch Sibirien, verschl. auch bei Warschau.

Nl Lako (Ned. Kruidk. Arch. III, 2, 791); Middelburg: Mehlfabrik 1901 (eb. S. 802).

Sw Hamburg: Winterhuder Alsterufer an d. Agnesstraße 1886 (C. T. Timm, Ber. d. b. G. V, S. CIV), Luisenweg 1887 Kausch), Baakenquai 1888 u. Uhlenhorst 1889 (J. Schmidt, Progr. 37).

Sl Wohlau: Exau (Schwarz nach Fiek u. Schube, 69. Ber. d. Schl. Ges. II, 99, Fiek, Ber. d. b. Ges. 1891, 9, S. (117), Görlitz (Schube, Verb. Gefäßpfl. Sl. 30).

Br Tegel: Humboldtsmühle (R. u. O. Schulz, 1899, nach Ascherson, Verh. Brand. 42, S. 286).

Os Dresden: Berliner Bahnhof seit 1888 (Stiefelhagen nach Wünsche, N. V. Zwickau 1891, 1).

He Erfurt: Kiesgrube b. Ilversgehofen (Reinecke, Thür. B. V. N. F. XI, 17).

Bd Mannheim: Mühlau (Lutz u. Ascherson briefl.).

B München: Schuttplätze a. d. Dachauer Landstraße (Ade, Ber. Bayr. Bot. Ges. 1900, VII, 1, S. 204), Nürnberg: seit 1895 mehrmals auf Schutt: Sündersbühl, Deutschherrenwiese, Forsthof (Schultheiß u. Schwarz, Fl. v. Nürnberg-Erlangen S. 1273).

M Hausgärten u. Gemüsegärten in Stettendorf u. Zöptau (Oborny, Fl. v. Mähren, S. 167).

621. *H. compressum*: Argentinien.

Sw Hamburg, eingeschl.: Wollkämmerei am Reiherstieg 1896 (Jaap u. J. Schmidt, D. b. M. XIV, 54).

622. *H.*[1] *caput medusae*: Mittelmeerländer.

R Königswinter: Bahnhof d. Zahnradbahn auf d. Petersberg 1894 (Torges, B. V. Thür. N. F. VII, 6).

E Straßburg; auf Schutt an der Wimpfelingstraße in Menge, 1901, 1902 (Ludwig, Mitt. Philomat. Ges. X, 537).

B München: Südbahnhof (Prantl, Exkurs.-Fl. 126).

Schw Bodenseestrand bei Horn (Schröter, Ber. d. b. G. 20, S. 172).

N Wien: 1891 auf Schutt beim Arsenal (Rechinger, Öst. b. Z. XLI, 340).

L Triest: Campo Marzio 1881 (Marchesetti, Soc. Adr. VII, 167).

T. ventricosum: Nordafrika u. Spanien, verschl. auch in Piemont u. in d. Provence.

Nach Aschersons Aufzeichn. vielleicht „*T. squarrosum*" Rth. 1876 Genf (Déséglise, B. S. B. Belg. XXII, 1, 112).

[1]) *H. sabulosum* aus Südrußland, das im Schweriner Schloßgarten verw. beobachtet wurde, ist nach Ascherson-Graebner a. a. O., S. 747 nur eine Unterart von *H. arenarium*.

Sw Altona: Diebsteich (Timm n. Prahl, Krit. Fl. II, 266).

Br Rüdersdorfer Kalkberge (R. u. O. Schulz, Verh. Brand. 38, 96).

Hc Ilversgehofen: Kiesgrube (Reinecke, Thür. B. V. XIII-XIV, 120, Zwickau: Industriebahn b. Krossen (Wünsche, Ascherson-Graebner a. a. O. 744).

L Campo Marzio 1839, jetzt längst verschwunden (Marchesetti, Fl. di Trieste 659).

623. *H. canadense (Elymus canadensis)*: Nordamerika.

Wb Schuttplatz b. Urach (Dietrich n. Gradmann, Pflanzenleben d. schwäb. Alb., 2. Aufl., II, 49).

O Linz auf Schutt (Murr, D. b. M. XII, 1894, S. 64).

624. *Pinus strobus*: Östl. Nordamerika.

Bd Moos bei Opfingen, St. Ottilien verw. (Lauterer, Exkursionsfl. f. Freiburg u. seine Umgebung, S. 10).

B Nürnberg: ein stattlicher Baum früher auf d. Stadtmauer am Schneppergraben unter der Burg (Schwarz, Fl. v. Nürnberg-Erlangen, S. 1281).

625. *Selaginella apus*: Kanada bis Texas.

Me Schwerin: Grünhausgarten seit langer Zeit (Brockmüller, V. N. Meckl. XXXIV, 6 (1870) Kalb u. F. Klett, 1896 Ascherson, Synopsis d. mitteleur. Fl. I, 161) eb. dort auf Rasen in Menge verw. (Toepffer, Arch. d. Naturg. i. Me. 53, 1899, S. 163) also wohl **eingebürgert**.

Br Berlin: Borsigscher Garten seit etwa 1860 (Magnus, Kuhn, Verh. Brand. XIX, 160). Hildebrandtstraße (Magnus, 1903, D. b. M. XXI), Potsdam, Glienicker Park seit 1870 (Egeling, eb. S. 164, Pfaueninsel, Magnus).

626. *Azolla caroliniana*: Warme Teile v. Amerika, nordw. bis z. Ontariosee u. Oregon, verw. auch in England, Frankreich, Italien.

Nl Leiden (Brasch) z. B. i. Gräben d. Straße nach Katwijk 1885 (Magnus), Boskoop, wo sie die Gräben nach 3 Jahren mit einer 12 cm dicken Schicht bedeckte (Kittel, G. Fl. 1885, S. 88).

Br Um Berlin mehrfach verw. (Ascherson-Graebner, Fl. d. nordwestdeutschen Flachlandes, S. 20), z. B. in einem Tümpel bei Südend 1903 massenhaft (Graebner, Paul Schulz n. briefl. Mitteilung von Ascherson).

Sl Breslau: Bot. Garten 1882 (Kittel, G. Fl. 1885, S. 88).

H Gießen (Dosch u. Scriba, Exkursionsfl. Hessen, 3. Aufl. S. 24).

R Bonn: Poppelsdorfer Schloßgraben (früher).

E Straßburg: Gräben am Metzgertor 1885 (Ascherson), beim Fuchs am Buckel, i. d. Nähe d. Illmündung weite Strecken bedeckend (A. de Bary 1885 mündl. n. Ascherson, Synopsis I, 114). Später verschwunden (Petry, br.).

B Erlangen; gesellig 1899 in ruhiger Stelle der Regnitz oberhalb Baiersdorf (Reinsch u. Schwarz, Fl. v. Nürnberg-Erlangen, S. 1296).

Bö Tümpel am Beraunfluß unterhalb Pilsen 1895 (Čelakovsky briefl. n. Ascherson a. a. O.).

M Eisgrub in Wiesengräben verbreitet u. *Lemna*[1]) *minor* verdrängend (Makowsky, Verh. Naturf. Ver. Brünn XXVIII, 53 nach Brick im Bot. J. XXVIII, 1900, 2, S. 351).

627. *A.*[2]) *filiculoides*: Kalifornien (eingeschl. auch in Massachusetts) (Maxon, Proceed. of the United States National Museum XXIII, 1901, p. 645), verschl. auch in d. Normandie und bei Dublin.

Nl Ziemlich gemein in den Provinzen Holland u. Utrecht (Heukels[3]) Schoolflora 9. druk, S. 93).

---

[1]) Umgekehrt wird *A. car.* in Sümpfen um San Francisco durch eine wahrscheinlich aus Afrika stammende Art verdrängt (Bot. J. XXIV. 1896. 2. S. 50).

[2]) Da hier die vorhergehende Art nicht genannt, sind entweder die bei jener genannten Funde hierher zu rechnen oder umgekehrt.

[3]) *Pteris cretica*, die in allen fünf Erdteilen vorkommt, im Gebiet urwüchsig aber nur den äußersten Süden erreicht, wurde nach briefl. Mitteil. von Petry an Ascherson zu Klimbach b. Weißenburg (Unterelsaß) verschleppt beobachtet.

Schluß folgt.

Druck von Gebauer-Schwetschke Druckerei u. Verlag m. b. H., Halle a. S

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. Oscar Uhlworm und **Prof. Dr. F. G. Kohl**
in Berlin in Marburg.

Band XVII. — Heft 2.

Mit 88 Abbildungen im Text und 1 Tafel.

Inhalt:



Jena
Verlag von Gustav Fischer.
1904.

Über die in Baden in den Jahren 1902 und 1903 gesammelten Lebermoose.

Von

Karl Müller in Freiburg im Breisgau.

Die badischen Lebermoosfunde der letzten beiden Jahre übergebe ich hiermit der Öffentlichkeit. Da ich einen großen Teil des letzten Jahres nicht in Baden war, habe ich die Funde zweier Jahre zusammenkommen lassen. Es ließen sich wiederum neue Arten für das Gebiet nachweisen, die ich z. T. letztes Jahr schon in einem kleinen Aufsatz veröffentlichte[1]). Trotzdem führe ich sie hier in dieser fortlaufenden Mitteilung[2]) noch einmal an, der Vollständigkeit halber. Neben neuen Arten für das Gebiet wurden eine große Anzahl neuer Standorte seltener Pflanzen bekannt. Es liegt auf der Hand, daß die meisten Funde wieder aus der Umgebung Freiburgs stammen, wohin ich sowohl, wie auch die öfters erwähnten Herren Janzen, Dr. Kobelt und Neumann die zahlreichsten Excursionen unternahmen. Daneben wurden auch andere Gebiete Badens wiederholt besucht und manche Funde mitgebracht.

Auch für das Exsiccatenwerk, Hep. europ. exs. von Prof. Schiffner habe ich in den beiden letzten Jahren zahlreiche Belege aus unserem Gebiete geliefert.

Auch diesesmal hatte Herr Prof. Schiffner in Wien die Güte, mir fragliche oder unbekannte Pflanzen zu revidieren resp. zu bestimmen, wofür ich auch hier meinen herzlichsten Dank ausspreche. Ferner bin ich den Herren Prof. Evans in New-Haven, Dr. Levier in Florenz und Prof. Massalongo in Ferrara für manche Mitteilungen zu Dank verpflichtet.

Riccia Mich.

1. *Riccia glauca* L. Auf Erde im Immental bei Freiburg (Okt. 1903 P. Janzen) Hb. Janzen!

---

[1]) Neue Bürger der bad. Lebermoosflora. „Mitteilungen des bad. bot. Ver.“ 1902 Nr. 181 und 183.

[2]) Vergl. „Mitteilungen des bad. bot. Ver.“ Nr. 150, 160—162. Bot. Centralblatt, 1900, 1901, 1902.

Preissia Corda.

2. *Preissia commutata* Nees. Auf Löß am Rande eines Hohlweges von Oberbergen nach der Mondhalde im Kaiserstuhl (23. III. 02 C. M.).

Marchantia Linné.

3. *Marchantia polymorpha* L. Auf Erde bei der Weißenbacher Höhe bei Präg (26. IV. 02 C. M.). Auf feuchter Erde in der „Hexenküche" im St. Wilhelmertale (20. VIII. 02 C. M.).

Fegatella Raddi.

4. *Fegatella conica* Corda. An Kalkfelsen neben der Gaucha. (12. IV. 02 C. M.). An Kalkfelsen neben der Wutach, in den Flüen unterhalb Achdorf (13. IV. 02. C. M.). In einem Bächlein zwischen Steinamühle und Bonndorf (1. VI. 03 C. M.).

Aneura Dum.

5. *Aneura palmata* Dum. Auf morschem Holze: In dem Tälchen von der Luisenhöhe nach Au bei Freiburg (5. III. 02 C. M.). Bei der Schleifmühle bei Lenzkirch (4. V. 02 C. M.). In der Fuchshalde bei Pfullendorf (4. IX. 02 C. M.). Neben dem Bächlein am Wege vom Zweribachfalle nach St. Märgen. (19. V. 01 C. M.). Im oberen Teile der Ravennaschlucht bei Höllsteig (3. V. 03 C. M.). Im Zastlerloch bei ca. 1100 *m* (27. IX. 03 C. M.). Am Kybfelsen bei Freiburg (15. X. 03 C. M.).
6. *Aneura latifrons* Ldbg. Auf morschem Holz im Hinterzartner Moor (3. V. 03 C. M.). Auf Torfboden im Titiseemoor (3. V. 03 C. M.). Auf dem Scheibenlechtenmoor nordöstlich vom Spießhorn (4. X. 03 C. M.).
7. *Aneura multifida* Nees. Am Rande eines kleinen Bächleins an der „Grüblewand" kurz unterhalb des Felsenweges am Feldberg 13. X. 01 C. M.). Auf feuchter Erde im Zastlerloch ca. 1100 *m* (27. IX. 03 C. M.). An feuchter Stelle an der Zastlerwand, südöstlich von der Zastlerhütte ca. 1350 m (27. IX. 03 C. M.). Am Karl-Egonsweg am Feldberg an feuchten Stellen ca. 1220 m (12. IX. 03 C. M.) det. Prof. Schiffner.
8. *Aneura sinuata* (Dicks) (Aneura pinnatifida Nees). Im oberen Immentale bei Freiburg, an einer Grabenwand, auf lehmigem Boden (5. XI. 03. P. Janzen) Hb. Janzen!
9. *Aneura pinguis* Dum. Auf Erde am Zastlerloch bei ca. 1100 m (16. VIII. 02 C. M.). Auf Erde auf der Südostseite der Zastlerwand (16. VIII. 02 C. M.). An nassen Felsen in der „Hexenküche" im St. Wilhelmertal (20. VIII. 02 C. M.). Auf feuchten Stellen neben der Notschreistraße bei Aftersteg oberhalb Todtnau (22. III. 03 C. M.). An Felsen bei Edelfrauengrab bei Ottenhöfen (12. IX. 03 C. M.).

Metzgeria Raddi.

10. *Metzgeria furcata* Ldbg. An Kalkfelsen auf der Nordseite des Schönberges (13. III. 02 C. M.). An Felsen und Bäumen am Weg vom Jägerhäusle nach der Rottecksruhe am Roßkopf (20. III. 02 C. M.) An Laubholz am Wege vom Hirschsprung nach Breitnau (28. IX. 02 C. M.). An einer Buche am Todtnauberger Wasser-

fall (22. III. 03 C. M.). An Buchen am Mannheimer Weg bei Hundseck (13. IX. 03 C. M.).

var. ulvula. An Buchen im Bergwald bei Pfullendorf (4. IX. 02 C. M.). An Buchen beim Schlößchen Bronnen im Donautale (4. IX. 02 C. M.). Auf Laubholz im Tiefental bei Pfullendorf (4. IX. 02 C. M.). An einer Eiche beim Brombergkopf bei Freiburg (15. X. 03 C. M.).

11. *Metzgeria conjugata* Ldbg. An Felsen an einem Waldweg im oberen Glottertal bei St. Peter (20. III. 02 C. M.). An Felsen in der „Hexenküche" im St. Wilhelmertal, häufig. (20. VIII. 02 C. M.). An Laubholz beim Todtnauberger Wasserfall (22. III. 03 C. M.).
12. *Metzgeria pubescens* Raddi. Auf Kalkfelsen am Einfluß der Gaucha in die Wutach (12. IV. 02 C. M.).

Pellia Raddi.

13. *Pellia calycina* Tayl. (= P. Fabroniana Raddi). Auf Löß in einem Hohlweg oberhalb Wasenweiler am Kaiserstuhl (23. III. 02 C. M.). Auf Molassefelsen beim Schloße Heiligenberg am Bodensee (4. IX. 02 C. M.).
14. *Pellia Neesiana* Limp. In einem Straßengraben zwischen Zweiseenblick und Aha am Schluchsee (1. VI. 03 C. M.) c. fr. cop.
15. *Pellia epiphylla* Dill. Auf Erde im oberen Ravennatale (3. V. C. M.) c. fr. cop. Auf Erde am Wege vom „Napf" nach dem Hüttenwasen am Feldberg c. fr. (23. V. 03 C. M.). Bei Edelfrauengrab bei Ottenhöfen (12. IX. 03. C. M.).

Moerckia Gott.

16. *Moerckia hibernica* G. An Felsen neben dem Bache beim obersten Hirschsprungtunnel, mit ♀ Blüten. (5. Nov. 03 Herzog)!
17. ***Moerckia norvegica*** G. (= Calycularia Blyttii G. = Moerckia Blyttii G.). Auf moosbewachsenen Felsen südöstlich von der Zastlerhütte, zwischen Baldenwegerbuck und Feldbergturm, in geringer Menge, c. per. ca. 1400 m (16. VIII. 02 C. M.). In Gesellschaft von *Leioscyphus Taylori* und *Lepidozia trichoclados*, die ich früher schon hier in großen Mengen gesammelt habe. Ferner steht ziemlich reichlich noch *Anastrepta Orcadensis* und *Cephalozia media* an den Felsen. Der Fund ist einer der interessantesten, die ich je gemacht habe, weil dieses Moos, das in Deutschland bisher nur im Riesengebirge gefunden wurde, eine alpine Pflanze darstellt, die auch in den Alpen selten ist.

Blasia Linné.

18. *Blasia pusilla* L. Am Weg vom Jägerhäusle bei Freiburg nach der Rotteckruhe, im Straßengraben reichlich (20. III. 02 C. M.). Im Straßengraben an der Waldseestraße bei Freiburg (21. X. 03 C. M.). Im Immental bei Freiburg mit *Dicranella rufescens* (4. XI. 03 P. Janzen)!

Fossombronia Raddi.

19. *Fossombronia Dumortieri* Ldbg. Sehr reichlich auf Torfboden am Nordwestufer des Schluchsees (24. IX. 02 C. M.) c. fr. cop.
20. *Fossombronia cristata* Lindbg. Im Graben neben der Straße im Immental bei Freiburg. (Oktober 03 Geheeb, Janzen, C. M.).
21. *Fossombronia pusilla* Lindbg. Wegränder in der oberen Bodlesau bei Freiburg mit *Dicranella rufescens* c. fr. (7. XI. 03 Janzen)!

    Anm. Mit Sicherheit ist diese Pflanze nur aus der Bodenseegegend von Salem bekannt. Sie ist offenbar weit seltener als *Foss. cristata*, von welch letzterer sie schon durch weit kräftigeren Wuchs und durch die Gestalt der Sporen zu unterscheiden ist.

Gymnomitrium Nees.

22. *Gymnomitrium concinnatum* Corda. An Felsen an dem Weg auf der Nordseite des Herzogenhorns (4. X. 03 C. M.). An einem Felsblock beim Feldseemor, neben dem Seebach (27. IX. 03 C. M.).

Marsupella Dum.

23. *Marsupella Funckii* Dum. Auf Erde zwischen Grünwald und Schleifenmühle unterhalb Lenzkirch (19. VII. 03 C. M.). Waldweg im Immental bei Freiburg (10. XII. 03 Janzen)!
24. *Marsupella Badensis* Schffn. An Felsen in der Rinne östlich von der großen Rinne am Seebuck (16. VIII. 02 C. M.). An Steinen am Felsenweg am Feldberg (4. X. 03 C. M.). — Bis jetzt waren nur zwei Standorte der Pflanze bekannt!
25. *Marsupella erythrorhiza* Schffn. Auf einem Felsen in der Rinne östlich von der großen Rinne am Seebuck, unterhalb des Felsenweges (16. VIII. 02 C M.). Auf der Nordseite des Herzogenhorns an einem nassen Felsen, spärlich (4. X. 03 C. M.). Auf Steinen am und im Wasser des Ausflusses aus dem Scheibenlechtenmoos östlich vom Spießhorn ca. 1100 m (4. X. 03 C. M.). Auf Granit zwischen Sägenwald und Menzenschwand ca. 980 m (4. X. 03 C. M.) det. Prof. V. Schiffner. Neu für den südlichen Schwarzwald!

    Die Pflanze wurde am Mummelsee seinerzeit von Dr. Jack gesammelt, jedoch scheint dieser bis dahin einzige badische Standort durch den Hotelbau zerstört worden zu sein.
26. *Marsupella emarginata* Dum. An feuchten Felsen neben den Gertelbachfällen bei Hundseck (2. III. 02 C. M.). An trockenen Felsen bei Aitern am Belchen (6. VII. 02 C. M.). Auf dem Fußweg vom Silberberg nach dem Zeiger am Feldberg (6. VII. 02 C. M.). An Felsen in der Ravennaschlucht bei Höllsteig (3. V. 03 C. M.). An Felsen am Prägbachwasserfalle (11. VI. 03 C. M.). Im oberen Teile der Gertelbachschlucht (13. IX. 03 C. M.). Im oberen Biberachtal an der Hornisgrinde (12. IX. 03 C. M.). Auf der Nordseite des Herzogenhorns an Felsen (4. X. 03 C. M.). Am Weg vom Kappelertal nach dem Pflugscharfelsen am Schauinsland (15. X. 03 C. M.).

27. *Marsupella aquatica* Schffn. In der nächsten Rinne östlich von der großen Rinne am Seebuck, an periodisch überrieselten Felsen, Massenvegetationen bildend (16. VIII. 02 C. M.). An nassen Felsen neben dem Weg auf der Nordseite des Herzogenhorns (4. X. 03 C. M.). Bei Edelfrauengrab bei Ottenhöfen (12. IX. 03 C. M.).

Alicularia Corda.

28. ***Alicularia minor*** Limpr. Auf Erde bei der Weißenbacher Höhe bei Präg (26. IV. 02 C. M.). Auf Erde auf der Kappeler Höhe bei Lenzkirch (19. VII. 03 C. M.). Neu für Baden! — Die Pflanze ist, wie es scheint, bei uns recht selten, denn trotz eifrigen Suchens konnten nur die zwei Standorte nachgewiesen werden. In Norddeutschland ist sie bedeutend häufiger.
29. *Alicularia scalaris* Corda. An Felsen in dem Tälchen von der Luisenhöhe nach Au bei Freiburg. (5. III. 02 C. M.). Auf Erde an dem Fußweg, der zwischen Brombeerkopf und Lindlehof ins Oberglottertal hinabführt (20. III. 02 C. M.). Auf Erde bei der Weißenbacher Höhe bei Präg (26. IV. 02 C. M.). Auf Erde beim Ursee bei Lenzkirch (4. V. 02 C. M.). An nassen Felsen an der Straße zwischen Hornberg und Prechtal (24. V. 02 C. M.). Im Walde bei Bubenbach bei Neustadt (20. VII. 02 C. M.). An der Zastlerwand auf Erde und an Felsen südöstlich von der Zastlerhütte (16. VIII. 02 C. M.). Auf Erde am Seeweg am Schluchsee (1. VI. 03 C. M.). Am Weg von Todtnau nach dem Bernauer Kreuz (11. VI. 03 C. M.). Auf Erde im oberen Bärental (11. VI. 03 C. M.). Auf Erde nordwestlich über dem Raimartihof am Feldsee 1200 m (23. VI. 03 C. M.). Bei Edelfrauengrab (12. IX. 03 C. M.). Auf Erde in der Ravennaschlucht bei Höllsteig (3. V. 03 C. M.). An der Straße von Menzenschwand nach dem Zeiger (4. X. 03 C. M.). Zwischen Herzogenhorn und Spießhorn (4. X. 03 C. M.).

Aplozia Dum.

30. *Aplozia hyalina* (Schm.) Auf Erde neben der Straße bei der Rotteckruhe am Roßkopf (20. III. 02 C. M.).
31. *Aplozia obovata* (Nees). An nassen Felsen neben der Straße zwischen Präg und Gschwend bei Todtnau (21. III. 03 C. M.).
32. *Aplozia crenulata* Dum. An der Waldstraße vom Fuchsköpfle nach dem Schlauderberghof bei Freiburg (20. III. 02 C. M.). Auf lehmigem Boden in dem Tälchen von der Luisenhöhe nach Au bei Freiburg (5. III. 02 C. M.). An dem Fußweg von Biberach nach dem Geroldsecker Pavillon (25. V. 02 C. M.). Auf Erde neben der Straße im St. Wilhelmertal (20. VIII. 02 C. M.). An der Waldstraße von Menzenschwand nach dem „Zeiger“ am Feldberg (4. X. 03 C. M.). Auf Lehmboden bei der Karthaus bei Freiburg (21. X. 03 C. M.). Am Fußweg vom Immental zum Jägerhäuschen bei Freiburg (10. XII. 03 Janzen)!
33. *Aplozia lanceolata* Dum. Im Zastlerloch auf Erde ca. 1100 m (27. IX. 03 C. M.).

34. *Aplozia riparia* Dum. An Kalkfelsen im Gauchatal verbreitet c. per. et c. spor. (12. IV. 02 C. M.).
35. *Aplozia sphaerocarpa* Dum. An Felsen im Zastlertale oberhalb „Mederlehof“ (16. VIII. 02 C. M.). Auf Erde an der Straße von Menzenschwand nach dem Zeiger c. per. et spor. (4. X. 03 C. M.). Im Biberachtale an der Waldstraße beim Biberkessel (12. IX. 03 C. M.).
36. *Aplozia cordifolia* Dum. Auf Steinen in der „Hexenküche“ im St. Wilhelmertal (20. VIII. 02 C. M.).

Lophozia Dum.

37. *Lophozia badensis* (Gottsche) Schffn. An Felsen im Gauchatale bei der Lochmühle (12. IV. 02 C. M.).

    Anm. Diese gute Art wurde zwar von Stephani in Spec. hep. II. p. 132 als eine verkümmerte Pflanze bezeichnet, was jedoch unzutreffend ist. Man vergleiche hierzu auch die Ausführungen Schiffners in „Kritische Bemerk. über die europ. Lebermoose III. Serie“ p. 7 und 8.
38. *Lophozia Mülleri* Dum. An Nagelfluhfelsen beim Schlosse Heiligenberg am Bodensee c. per. (4. IX. 02 C. M.). Det. Prof. Schiffner. Auf Löß in einem Hohlweg oberhalb Wasenweiler am Kaiserstuhl (23. III. 02 C. M.). Auf Löß an einem Hohlweg von Bischoffingen nach der Mondhalde im Kaiserstuhl (23. III. 02 C. M.).
39. *Lophozia Hornschuchiana* Schff. Auf feuchter Erde auf der Süd-Ostseite der Zastlerwand, außer dem schon bekannten Standort noch zahlreiche andere. Die Pflanze scheint im ganzen Kessel weit verbreitet zu sein. (16. VIII. 02 C. M.). An Sumpfstellen im obersten Teile des Prägbachtales unterhalb der Glockenführe (11. VI. 03 C. M.).
40. *Lophozia ventricosa* Dum. Auf nassen Moosen zwischen Brandenkopf und Nillhöfe bei Zell a. H. (24. V. 02 C. M.). Auf Felsen im Sailendobel im Bohrer bei Freiburg (27. VII. 03 Kobelt)! An Felsen an der Straße von Ottenhöfen nach Edelfrauengrab (12. Sept. 03 C. M.). Auf Felsen am Seebuck neben dem Felsenweg (4. X. 03 C. M.). An Felsen zwischen Zastlerhütte und Hüttenwasen am Feldberg (13. XII. 03 C. M.). Auf morschem Holz am Weg vom Feldsee nach dem Rinken (7. VII. 01. C. M.). Im Walde bei Bubenbach bei Neustadt (20. VII. 02 C. M.).
41. *Lophozia porphyroleuca* Schffn. Auf faulem Holz am Hohen Zinken bei Präg. (26. IV. 02 C. M.). Auf faulem Holz im Walde westlich vom Feldsee (6. VII. 02 C. M.).
42. ***Lophozia guttulata*** (Lindbg. und Arn.). Evans, Wash. Acad. 1900 p. 302!

    Zastlerloch, auf morschen Baumstümpfen (26. IX. 03 P. Janzen)! Auf morschem Holz an der Zastlerwand, südöstlich von der Zastlerhütte ca. 1350 m (27. IX. 03 C. M.). Vielleicht mit dem vorher genannten Standort identisch! Die Pflanze stimmt sehr gut überein mit Exemplaren aus Schweden (Angml., Tasjö, Juli 1895 Rob. Tolf), welche von Herrn Loeske stammen. Die

Blattspitzen sind bei unserer Pflanze oft stumpf, sie tragen hie und da Gemmen. Die Kleinheit der Pflanze stimmt ganz mit *L. guttulata* überein.

Lophozia guttulata ist mehrfach gut beschrieben worden, und ich kann deshalb auf folgende Stellen verweisen:

Lindberg und Arnell, Musci Asiae borealis I p. 51 (1889.)

Heeg, Lebermoose Niederösterreichs p. 87 (1893).

Massalongo, Le Specie italiane del genere *Jungermannia*, p. 14 (1895).

Evans, Notes on the Hepaticae collected in Alaska (Sep. Wash. Acad.) p. 302 (1900).

Stephani, Species Hepaticarum II. Bd. p. 140 (1902).

Unsere badische Pflanze stimmt mit der Beschreibung in den erwähnten Schriften insofern nicht überein, als sie Gemmen trägt, die sonst völlig fehlen oder nur äußerst selten vorkommen sollen. Sie zeigt sehr große Verwandtschaft zu *L. porphyroleuca* und könnte deshalb ebensogut zu *L. porphyroleuca* gestellt werden, als Form, die zu *L. guttulata* übergeht. Die Kleinheit der Pflanzen spricht jedoch für *L. guttulata*. — Es sei schließlich noch darauf hingewiesen, daß zwischen *L. ventricosa*, *L. porphyroleuca* und *L. guttulata* keine durchgehenden Unterscheidungsmerkmale vorkommen und daß vielfach die beiden ersten Arten, seltener alle drei, vereinigt werden.

43. ***Lophozia Wenzelii*** (Nees). Stephani Spec. hep. II. Bd. p. 135. An sumpfigen Stellen im obersten Prägbachtal unterhalb der „Glockenführe" am Herzogenhorn. (11. VI. 03 C. M.) Auf Sumpfboden zwischen Herzogenhorn und Spießhorn (4. X. 03 C. M.).

Die Pflanzen von beiden Stellen lagen Herrn Prof. Schiffner vor. Die vom erstgenannten Standort bestimmte er als *L. Wenzelii*, die vom anderen Standort als Sumpfform des *L. ventricosa*. Trotzdem habe ich beide Pflanzen hier angeführt, denn meiner Meinung nach handelt es sich beidemal um *L. Wenzelii*. Die Pflanzen wachsen auch unter ganz gleichen Bedingungen und lassen sich voneinander, soviel ich sehe, nicht unterscheiden,

Eine andere Pflanze, die ich am westlichen Rande des Feldseemoores auf Moorboden (16. VIII. 02) sammelte und anfangs auch für *L. Wenzelii* hielt, wird von Herrn Prof. Schiffner ebenfalls als Sumpfform der *L. ventricosa* bezeichnet. Diese Pflanze unterscheidet sich von den obenerwähnten ein wenig, sodaß ich sie vorderhand nicht zu *L. Wenzelii* stellen will.

In Deutschland wurde diese boreale und alpine Art bis jetzt im Riesengebirge, im Harz und in den Vogesen gesammelt.

44. *Lophozia alpestris* Steph. An Felsblöcken an der Zastlerwand neben dem Sumpfe unterhalb Feldbergturm (13. VIII. 02 C. M.). Am Ufer des Feldsees an Baumstümpfen (25. IX. 03 C. M. Janzen)! Eigentümliche Form ohne Eckenverdickungen der Blattzellen. — Am Weg von Todtnau nach dem Bernauer Kreuz (11. VI. 03 C. M.). An Felsen am Weg von der Zastlerhütte nach dem Hüttenwasen am Feldberg (13. XII. 03 C. M.).

45. *Lophozia inflata* (Huds) Howe. Mit *Anastrepta Orcadensis* in Moorlöchern am Mummelsee (12. IX. 03 C. M.) det. Prof. V. Schiffner.

Anm. Von hier habe ich die Pflanze zusammen mit den Begleitpflanzen *Anastrepta Orcadensis* u. *Lophozia Floerkii* var. *Naumanniana* für die Hep. europ. exs. von Professor Schiffner aufgelegt. Sie gleicht habituell sehr der *Ceph. fluitans*, für welche Art ich die Pflanze anfangs hielt.

46. *Lophozia incisa* Dum. Auf faulem Holze: Unterhalb der Weißenbacher Höhe bei Präg (26. IV. 02 C. M.). Im Walde beim Ursee bei Lenzkirch (4. V. 02 C. M.). Zwischen Brandkopf und Nillhöfe bei Zell a. H. (24. V. 02 C. M.). Im Mauswald bei Todtnau (6. VII. 02 C. M.). Am Wege vom Silberberg nach dem Zeiger am Feldberg (6. VII. 02 C. M.). Am Nordabhang des Mittelbuck am Feldberg (19. IX. 02 C. M.). Im Titiseemoor (3. V. 03 C. M.). An Felsen am Südwestufer des Schluchsees (1. VI. 03 C. M.). Auf Erde zwischen Zweiseenblick und Aha (1. VI. 03 C. M.). Im obersten Teile des Prägbachtales unterhalb der Glockenführe (11. VI. 03 C. M.). Zwischen Edelfrauengrab und Ruhstein (12. IX. 03 C. M.). Am Mannheimer Weg bei Hundseck (12. IX. 03 C. M.). Neben dem Felsenweg am Seebuck (4. X. 03 C. M.). Im Sägenwald zwischen Spießhorn und Menzenschwand (4. X. 03 C. M.). An Felsen der Zastlerwand, südöstlich von der Zastlerhütte ca. 1350 m (27. IX. 03 C. M.).

47. *Lophozia gracilis* Steph. Im Walde bei Bubenbach bei Neustadt (27. VII. 02 C. M.). Auf faulem Holz an der Straße beim Mummelsee (12. IX. 03 C. M.). Zwischen Sphagnum im hintersten Zastlertal bei 780 m (27. IX. 03 C. M.).

48. *Lophozia barbata* Dum. An Felsen am Abhang zwischen Katzensteig und Wittenbachtälchen in St. Wilhelm (20. VIII. 02 C. M.). Auf Steinen neben einem Bächlein zwischen Präg und Weißenbacher Höhe (26. IV. 02 C. M.). An Felsen neben der Straße zwischen Gschwend und Präg (21. III. 03 C. M.). Auf Tannennadeln im Walde am Ufer des Feldsees (24. III. 03 C. M.). An Felsen am Titisee (3, Mai 03 C. M.). Auf Erde zwischen Edelfrauengrab und Ruhstein (12. IX. 03 C. M.). An einer Mauer am Weg von Schluchsee nach Dresselbach (19. VII. 03 C. M.).

49. *Lophozia quinquedentata* Schffn. Auf Steinen neben einem Bächlein zwischen Präg und Weißenbacher Höhe (29. IV. 02 C. M.). ♂ etc. per. Auf Steinen in der „Hexenküche“ im St. Wilhelmertal (20. VIII. 02 C. M.). An Felsen am Titisee (3. V. 03. C. M.). Am Rechenfels an der Haslach, unterhalb Lenzkirch (25. VII. 03 C. M.).

50. *Lophozia Floerkeï* Steph. Am Nordabhang des Herzogenhorns, an dem Fußweg (26. IV. 02 C. M.). Auf Erde im Katzensteigtälchen am Stübenwasen (20. VIII. 02 C. M.). An grasigen Stellen im obersten Teile des Prägbachtales, unterhalb der Glockenführe (11. VI. 03 C. M.). Am Weg vom Mummelsee zur Hornisgrinde (12. IX. 03 C. M.). In dem Moor im Biberkessel an der

Hornisgrinde (12. IX. 03 C. M.). Auf Erde am Wege vom Hüttenwasen nach der Zastlerhütte am Feldberg (27. IX. 03 C. M.). Auf Grasboden an der Grafenmatt zwischen Feldberg und Herzogenhorn (4. X. 03 C. M.).

51. *Lophozia lycopodioides* Steph. Auf Erde auf der Südostseite der Zastlerwand (16. VIII. 02 C. M.). Auf grasigen Stellen am Abhang des Mittelbuck nach dem Felsenweg (19. IX. 02 C. M.), Auf Erde am Abhang des Mittelbuck nach dem Rinken, im Walde (19. IX. 02 C. M.). An einem Gneisblock am Südufer des Feldsees 1114 m (9. IX. 03 C. M.). Am Ostabhang der Hornisgrinde bei ca. 1140 m (12. IX. 03 Neumann)! An mehreren Stellen auf schattigen Felsen und auf Grasboden im Zastlerloch am Feldberg bei ca 1150—1200 m (27. IX. 03 C. M.). An schattigen Felsen neben dem Weg auf der Nordseite des Herzogenhorns (4. X. 03 C. M.).

Anm. Bisher war aus Baden diese Art nur vom Seebuck bekannt, wo sie verschiedene Lebermooskenner gefunden haben. Die zahlreichen angeführten Funde beweisen, daß die Pflanze jedoch viel weiter am Feldberg verbreitet ist, und daß sie auch im nördlichen Schwarzwalde nicht fehlt.

Sphenolobus Steph.

52. *Sphenolobus minutus* Steph. An Felsen neben dem Titisee (3. V. 03 C. M.). An Felsen am Zweiseenblick auf der Bärhalde (1. VI. 03 C. M.). An Felsen zwischen Zastlerhütte und Hüttenwasen am Feldberg (13. XII. 03 C. M.).

53. *Sphenolobus exsectus* Steph. Bei Freiburg im Bruderhausdobel bei Herdern (IV. 02 Kobelt)! Faules Holz am Weg vom Silberberg nach dem Zeiger am Feldberg (6. VII. 02 C. M.). Auf morschem Baumstrunke im Walde beim Schloß Heiligenberg am Bodensee (4. IX. 02 C. M.). An Felsen im Walde am Schluchsee (1. VI. 03 C. M.). An Waldfelsen beim Bernauer Kreuz bei Todtnau (11. VI. 03 C. M.). Am Mannheimer Weg bei Hundseck (13. IX. 03 C. M.). An schattigen Felsen im Zastlerloch am Feldberg, ca. 1100 m (27. IX. 03 C. M.). Auf morschem Holz an der Zastlerwand, südlich von der Zastlerhütte ca. 1350 m (27. IX. 03 C. M.). Am „Mannheimer Weg“ bei Hundseck c. perianth! (13. IX. 03 C. M.).

54. *Sphenolobus exsectaeformis* (Breidler) Steph. An einem Steine an der Stelle, wo die Rinkenstraße ganz nahe an das Zastlerloch herankommt (13. VIII. 02 C. M.)! Auf faulem Holz am Titisee (3. 03 C. M.), Auf Felsen im Sailendobel im Bohrer bei Freiburg (27. VII. 03 Kobelt)! Auf Granit zwischen Sägenwald und Menzenschwand ca. 1000 m (4. X. 03 C. M.). Auf Felsen auf der Nordseite des Herzogenhorns, am Fußweg (4. X. 03 C. M.).

Anastrepta Schffn.

55. *Anastrepta Orcadensis* Schffn. An Felsen im Walde am Abhange des Mittelbuck gegen den Rinken (19, IX. 02 C. M.). In Moorlöchern am Mummelsee gemeinsam mit *Loph. inflata* reich-

lich (12. IX. 03 C. M.). An einer Mauer an der Waldstraße gegen Hundsbach, an der Stelle, wo sie am nächsten an den Biberkessel herankommt, ca. 980 m (12. IX. 03 C. M.). An Felsen am Weg auf der Nordseite des Herzogenhorns, an verschiedenen Stellen (4. X. 03 C. M.).

Leioscyphus Mitten.

56. *Leioscyphus anomalus* Mitten. In dem Moor bei der Ravennasäge zwischen Höllsteig und Hinterzarten (3. V. 03 C. M.). Titiseemoor (3. V. 03 C. M.). Schluchseemoor (1. VI. 03 C. M.). Im Biberkessel östlich von der Hornisgrinde, im Moor (12. IX. 03 C. M.). Zwischen *Sphagna* im hinteren Zastlertale bei 780 m in ca. 8 cm tiefen Rasen (27. IX. 03 C. M.). Auf dem Scheibenlechtenmoor östlich von Spießhorn (4. X. 03 C. M.).
57. *Leioscyphus Taylori* Mitten. Auf faulem Holze zwischen Edelfrauengrab und Ruhstein (12. IX. 03 C. M.). Im Schluchseemoor (1. VI. 03 C. M.). Auf dem Scheibenlechtenmoor östlich vom Spießhorn, ca. 1100 m (4. X. 03 C. M.).

Pedinophyllum Ldbg.

58. *Pedinophyllum interruptum* Ldbg. An Kalkfelsen im Gauchatale (12. IV. 02 C. M.).

Plagiochila Dum.

59. *Plagiochila asplenioides* Dum. Auf Erde in einem Tälchen von der Luisenhöhe nach Au bei Freiburg (5. III. 02 C. M.). An Kalkfelsen auf der Nordseite des Schönbergs bei Freiburg (13. III. 02 C. M.). An einem Hohlweg beim Jägerhäuschen bei Freiburg (20. III. 02 C. M.). Auf Erde im Kunklerwald im oberen Glottertale (20. III. 02 C. M.). Auf Kalkfelsen am Einfluß der Gaucha in die Wutach (12. IV, 02 C. M.). Auf Waldfelsen bei der Schleifmühle bei Lenzkirch (4. V. 02 C. M.). Am Grunde von Tannen im Mauswald bei Todtnau (6. VII. 02 C. M.). Auf Erde im Bergwald bei Pfullendorf (1. IX. 02 C. M.). An Kalkfelsen im Donautal zwischen Beuron und Werrenwag (3. IX. 1902 C. M.). An Felsen im Walde beim Bernauer Kreuz (11. VI. 03 C. M.). Auf Waldboden zwischen Dresselbach und Grünwald beim Schluchsee (19. VII. 03 C. M.). Zwischen Kybfelsen und Pflugscharfelsen am Schauinsland (15. X. 03 C. M.).

Lophocolea Dum.

60. *Lophocolea bidentata* Nees. Auf grasigen Stellen in dem Tälchen von der Luisenhöhe nach Au bei Freiburg (5. III. 02 C. M.). Auf Erde beim Jägerhäuschen bei Freiburg (20. III. 02 C. M.). Auf Erde bei den Neunlinden am Kaiserstuhl (23. III. 02 C. M.). Auf Grasboden im Gauchatal (12. IV. 02 C. M.). Auf Erde zwischen Präg und Gschwend bei Todtnau (21. III. 03. C. M.). Waldrand bei Merzhausen bei Freiburg (28. X. 03 Janzen)!
61. *Lophocolea heterophylla* Nees. Auf Erde in dem Tälchen von der Luisenhöhe nach Au bei Freiburg (5. III. 02 C. M.). An

einem Fußweg oberhalb Merzhausen, in der Bodlesau, auf Holz (5. III. 02 C. M.). Auf Erde an der Straße westlich von der Rotttecksruhe am Roßkopf (20. III. 02 C. M.). Auf Erde zwischen Brombeerkopf und Lindlehof, am Weg ins Oberglottertal (20. III. 1902 C. M.). Auf dem Fußweg von Biberach nach dem Geroldsecker Pavillon (25. V. 02 C. M.). Im Walde bei Bubenbach bei Neustadt (20. VII. 02 C. M.). Auf Waldboden in der Fuchshalde bei Pfullendorf (4. IX. 02 C. M.). Auf faulem Holze im Walde im obersten Bärental (11. VI. 03 C. M.). Am Mannheimer Weg bei Hundseck (13. IX. 03 C. M.). An Weg von Edelfrauengrab nach Ruhstein (12. IX. 03 C. M.). Auf faulem Holz und auf Erde am Kybfelsen bei Freiburg (15. X. 03 C. M.).

Chiloscyphus Corda.

62. *Chiloscyphus polyanthus* Corda. Auf einer Sumpfstelle am Weg vom Silberberg nach dem Zeiger am Feldberg (6. VIII. 02 C. M.). Im oberen Teil der Gertelbachschlucht bei Hundseck (13. IX. 03 C. M.). In dem Sumpfe zwischen Baldenwegerbuck und Feldbergturm bei ca. 1450 m (27. IX. 03 C. M.). An nassen Brettern in der Ravennaschlucht bei Höllsteig c. spor. cop. (3. V. 03 C. M.).
    var. rivularis. Auf Steinen in einem Bächlein bei der Schleifmühle bei Lenzkirch (4. V. 02 C. M.). An einem Arm der Dreisam bei der Karthaus bei Freiburg, an Steinen im Wasser (19. IX. 03 Janzen)!
63. *Chiloscyphus pallescens* Nees. Auf faulem Holze im Gauchatale c. per. (12. IV. 02 C. M.).

Harpanthus Nees.

64. *Harpanthus Flotowianus* Nees. In dem Sumpf zwischen Baldenwegerbuck und Feldberg bei ca. 1450 m (27. IX. 03 C. M.) in Gesellschaft von *Scap. subalpina* Nees.
65. *Harpanthus scutatus* Spruce. Auf faulem Holz am Weg von Todtnau nach dem Bernauer Kreuz (11. VI. 03 C. M.). Auf Erde am Weg vom Hüttenwasen nach der Zastlerhütte am Feldberg bei ca. 1200 m, in großen, reinen Rasen (27. IX. 03 C. M.). Im Zastlerloch auf faulem Holz mit *Aneura palmata* 1100 m (27. IX. 03 C. M.).

Cephalozia Dum.

66. *Cephalozia fluitans* Spruce. Im Feldseemoor zwischen Sphagna, 1111 m (16. Sept. 1900 C. M.). Auf Sumpfboden im Nonnenmattweiher am Köhlgarten (25. VIII. 01 C. M.). In Moortümpeln auf dem Moor beim Zweiseenblick an der Bärhalde, zusammen mit *Loph. inflata* Howe. 1290 m (31. VII. 1899 C. M.). — Die Exemplare von den 3 Standorten wurden von Herrn Prof. Schiffner bestimmt.
    Anm. Bisher wurde diese Seltenheit nur von Dr. Jack auf der Hornisgrinde gesammelt.
67. *Cephalozia Lammersiana* Dum. Auf Sumpfboden am Ostabhang des Mittelbuck am Feldberg (19. IX. 02 C. M.). In dem

Sumpfe zwischen Baldenwegerbuck und Feldbergturm bei ca. 1450 m (27. IX. 03 C. M.). Auf Sumpfboden zwischen Herzogenhorn und Spießhorn (4. X. 03 C. M.).

68. *Cephalozia bicuspidata* Dum. Auf Erde an dem Fußweg vom Rebhaus bei Freiburg nach Au, oberhalb Merzhausen (5. III. 02 C. M.) Am Weg vom Fuchsköpfle nach dem Schlauderberghof bei Freiburg (20. III. 02 C. M.). An Sandsteinfelsen zwischen Brandkopf und Nillhöfe bei Zell a. H. (24. V. 02 C. M.). Auf Sphagnum am Rande des Ursees bei Lenzkirch (4, V. 02 C. M.). Auf einem Fußweg am Silberberg (6. VII. 02 C. M.). Auf Kohlenboden im Walde bei Bubenbach (27. VII. 02 C. M.). Auf Erde an der Zastlerwand, südöstlich von der Zastlerhütte (16. VIII. 1902 C. M.). Auf Erde im Walde im oberen Bärental (11. VI 03. C. M.). In der Gertelbachschlucht bei Bühl (13. IX. 03 C. M.). Auf Erde im Walde bei Bubenbach bei Neustadt (27. VII. 02 C. M.). Auf dem Weg zwischen Kybfelsen und Pflugscharfels am Schauinsland (15. X. 03 C. M.).

69. *Cephalozia catenulata* Spr. Auf Moorboden im Titiseemoor (3. V. 03 C. M.). Auf der Insel im Nonnenmattweiher am Köhlgarten (XI. 99 Herzog)!

70. *Cephalozia serriflora* Ldbg. (= Ceph. reclusa Dum.). Auf faulem Baumstrunk im Rinkendobel am Feldberg (11. VIII. 00 C. M.). Auf morschem Holz in der Alpersbachschlucht zwischen Posthalde und Höllsteig (19. IX. 01 C. M.) mit *Odontoschisma denudatum.* Auf morschem Holz im Walde zwischen Brandkopf und Nillhof bei Zell a. H. (24. V. 02 C. M.). Im Walde westlich vom Feldsee (6. VII. 02 C. M.). Im Sägenwald zwischen Spießhorn und Menzenschwand 1000 m (4. X. 03 C. M.).

71. *Cephalozia media* Ldbg. Auf faulem Holze zwischen Brandkopf und Nillhöfe bei Zell a. H. (24. V. 02 C. M.). Am Hohen Zinken bei Präg (26. IV. 02 C. M.). An der Zastlerwand an den Felsen südöstlich von der Zastlerhütte mit *Lepidozia trichoclados* (16. VIII. 02 C. M.). An mehreren Stellen am Nordostabhang des Mittelbuck am Feldberg (19. IX. 02 C. M.). Am großen Wasserfall am Seebuck (13. X. 01 C. M.). Am Weg von Hölzlebruck nach dem Hochfirst (4. V. 02 C. M.). Im Walde westlich vom Feldsee (6. VII. 02 C. M.). Im Walde im oberen Bärental (11. VI. 03 C. M.). Am Fußweg vom „Napf" nach dem Hüttenwasen am Feldberg (23. V. 03 C. M.). Im Sternwald bei Freiburg (X. 03 Kobelt)! Zwischen Edelfrauengrab und Ruhstein (12. IX. 03 C. M.). Im oberen Teil der Ravennaschlucht bei Höllsteig (3. V. 03 C. M.). Am Weg von Posthalde nach dem Hinterwaldkopf (1. VI. 02 C. M.). Feldseemoor, auf morschem Holz (25. IX. 03 Janzen) Hb. Janzen! In dem Moor auf der Bärhalde (Hirschbäder) beim Zweiseenblick (1. VI. 03 C. M.). An Felsen beim Zweiseenblick an der Bärhalde (I. VI. 03 C. M.). Am „Mannheimer Weg" bei Hundseck (13. IX. 03 C. M.). Auf faulem Holz am Bernauer Kreuz bei Todtnau (11. VI. 03 C. M.).

72. *Cephalozia leucantha* Spruce. Auf faulem Holze am Weg von Todtnau nach dem Silberberg (6. VII. 02 C. M.) mit anderen Lebermoosen.

73. *Cephalozia byssacea* Heeg. An Felsen an dem Bächlein unterhalb der Sirnitz am Belchen (8. IX. 00 C. M.) det. Professor Schiffner.

Nowellia Mitten.

74. *Nowellia curvifolia* Mitten. Auf faulem Holze im oberen Glottertale (20. III. 02 C. M.). Bei der Schleifmühle bei Lenzkirch (4. V. 02 C. M.). Unterhalb der „Kluse" im oberen Zastlertale (16. VIII. 02 C. M.). Am Weg von Posthalde nach Alpersbach 29. III. 03 C. M.). Im mittleren Glottertale (1. IX. 03 Janzen)! Im Sägenwald zwischen Spießhorn und Menzenschwand 1000 m. (4. X. 03 C. M.). Am Kybfelsen bei Freiburg (15. X. 03 C. M.).

Calypogeia Corda.

75. *Calypogeia trichomanis* Corda. Auf Erde an dem Fußweg der zwischen Brombeerkopf und Lindlehof ins Glottertal hinabführt (20. III. 02 C. M.). Auf Erde am Seeweg am Schluchsee (1. VI. 03 C. M.). Auf Waldboden im oberen Bärental c. spor. (11. VII. 03 C. M.). Auf Erde bei der Schleifmühle bei Lenzkirch (19. VII. 03 C. M.). Im oberen Teil der Ravennaschlucht bei Höllsteig (5. V. 03 C. M.). Oberhalb Edelfrauengrab auf Erde (12. IX. 03 C. M.). Übergang zu *C. fissa*! Auf Erde im Walde beim Ursee bei Lenzkirch (4. V. 02 C. M.). In dem Sumpf zwischen Baldenwegerbuck und Feldbergturm ca. 1450 m (27. IX. 03 C. M.). Feldseemoor auf morschem Holz (25. IX. 03 Janzen) Hb. Janzen!

forma erecta: In dem Moor beim Zweiseenblick auf der Bärhalde (1. VI. 03 C. M.).

Var. *Neesiana* Mass. u. Carestia.

Bis jetzt sind von dieser Pflanze aus Baden folgende Standorte bekannt geworden.

Auf Waldboden im Napf (hinterstes St. Wilhelmertal) am Feldberg (1 XI. 97 und 15. V. 98 C. M.). Am Feldsee auf Waldboden im untersten Teile der Schlucht, durch welche der große Wasserfall herabkommt (13. X. 01 C. M.). Auf Erde neben dem Fußweg vom Adler im Bärental nach dem Titisee (29. IX. 01 C. M.). Auf Erde und morschem Holze zwischen Brandkopf und Nillhöfe bei Zell a. H. (24. V. 02 C. M.). Zwischen Edelfrauengrab und Ruhstein an Sandstein (12. Sept. 1903 C. M.). Im oberen Biberachtal an der Hornisgrinde (12. Sept. 03). An Felsen an der Kappelerwand am Schauinsland (7. X. 03 Neumann) Hb. Neumann!

Die Pflanze ist in Baden weit verbreitet, wenn sie auch seltener vorkommt als *Calypogeia trichomanis*. Sie scheint nur im Gebirge vorzukommen und vorzugsweise auf Sandstein herrlich zu gedeihen, denn in den Sandsteingegenden im mittleren und nördlichen Schwarzwald sah ich sie in großer Menge.

Von *Calypogeia trichomanis* ist unsere Pflanze meist deutlich verschieden. Schon habituell lassen sich beide Pflanzen stets leicht unterscheiden. *Calypogeia trichomanis* var. *Neesiana* besitzt ferner sehr große, völlig kreisrunde oder an der Spitze schwach ausgerandete Amphigastrien, die sich gegenseitig wenig decken. Eine Zeit lang glaubte ich in dieser Varietät eine besondere Art erblicken zu müssen, doch zeigte ein Vergleich von sehr vielen Pflanzen, daß ziemlich oft allmähliche Übergänge zwischen *C. trichomanis* und ihrer var. *Neesiana* stattfinden. Auch Herr Prof. Schiffner ist, nach freundlicher Mitteilung, der Ansicht, daß *Cal. trichomanis* var. *Neesiana* nicht als Art aufgefaßt werden darf. Weitere Untersuchungen werden hierüber noch mehr Klarheit verschaffen.

76. *Calypogeia Mülleriana* Schffn. Auf Waldboden auf der Westseite des Feldsees (13. X. 01 C. M.).

Anm. Die zahlreichen Standorte, welche ich vor einigen Jahren von dieser Art aus Baden publiziert habe, gehören wohl alle, mit Ausnahme des hier angeführten zu *Calyp. trichomanis*. Es stellte sich nämlich heraus, als ich vor einiger Zeit diese Gattung eingehender studierte, daß oft *Calyp. trichomanis* ein gleich engmaschiges Zellnetz besitzt, wie *Cal. Mülleriana*. Da der Unterschied der Zellgröße als hauptsächlichstes Unterscheidungsmerkmal, neben der Gestalt der Amphigastrien, angeführt wurde, konnte dieser Irrtum passieren. — Allem Anschein nach ist *Calypogeia Mülleriana* weitaus seltener als *Calyp. trichomanis*. Sie steht der *Calyp. suecica* wohl sehr nahe, ist aber größer, besitzt eine sattgrüne Farbe und auch größeres Zellnetz.

77. *Calypogeia fissa* Raddi (= Kantia calypogeia Lindb). An der Straße von der Karthaus nach St. Ottilien bei Freiburg (IX. 03 Neumann)! Fußweg in der oberen Bodlesau, gegen den Kreuzkopf bei Freiburg. (7. XI. 03 Janzen) Hb. Janzen! Auf Erde bei den „Neunlinden“ im Kaiserstuhl (23. III. 02 C. M.).

Anm. Nach Levier, „Remarques à propos des genres *Calypogeia Raddi*, *Kantia-Kantius Gray*, *Cincinnulus Dum. Gongylanthus Nees*“ (Bulletino della Soc. botan. ital. 1902 p. 92—98) ist der Gattungsname *Calypogeia* dem Gattungsname *Cincinnulus* vorzuziehen. Nach gütiger Mitteilung des Herrn Dr. Levier ist ferner *Kantia calypogea* Ldbg. identisch mit der Linnéschen *Jungermannia fissa*, was Raddi selbst bestätigte, in dem er seine 1808 publizierte *Jungermannia calypogeia* 10 Jahre später wieder einzog und dafür den 55 Jahre älteren Linnéschen Namen *fissa* wieder einsetzte. — Wir haben in *Calypogeia fissa* eine Pflanze vor uns, die ein warmes Klima bevorzugt. Hie und da zeigen sich Übergänge zu *C. trichomanis*.

78. *Calypogeia suecica* (Arn. und Perss.) C. Müll. Auf faulem Holze im Walde westlich und südwestlich vom Feldsee an mehreren Baumstämmen ziemlich reichlich (6. VII. 02 C. M.). Auf faulem Baumstrunke im oberen Teil der Ravennaschlucht bei Höllsteig

(3. V. 03 C. M.). Auf faulen Baumstämmen im „Napf" am Feldberg (23. V. 03 C. M.). Auf faulem Holze im oberen Prägtale bei Todtnau (11. VI. 03 C. M.). Am Karl-Egonsweg am Feldberg auf faulem Holze (12. IX. 03 C. M.). Sehr schön auf faulem Holze im Sägenwald zwischen Spießhorn und Menzenschwand ca. 1000 m (4. X. 03 C. M.). Im oberen Bärental nahe dem Raimartihof auf morschem Baumstrunk, mit anderen Moosen (25. IX. 03 Janzen) Hb. Janzen! Feldseeufer auf morschem Holz (25. IX. 03 Janzen) Hb. Janzen!

var. repanda C. Müll. n. var.

Habituell der *C. suecica* ähnlich, mehr gesättigt grün, nicht gelbgrün, in der Größe mit jener übereinstimmend, also klein, ebenso in der Form der Blätter und in der Zellgröße. *Amphigastrien* dagegen, davon abweichend, groß, kreisrund, sich dachziegelig deckend, über den Stengel hinüberragend, an der Spitze entweder gar nicht oder seicht ausgebuchtet, seltener mit kleinem, spitzwinkeligem Einschnitt. Antheridien zahlreich an kurzen Ästchen, die in den Achseln der Amphigastrien entspringen. ♀ Inflorescenz fehlt. Am Weg von Ruhstein nach Mummelsee auf waldigem Boden (12. IX. 03 C. M.).

Anm. Der Typus der Art, den ich nun schon recht oft gefunden habe, auch in anderen Ländern, wächst, wie es scheint, ausschließlich auf morschem Holz, während die Varietät repanda auf Waldboden zwischen Felsblöcken gesammelt wurde.

Mastigobryum Nees.

79. *Mastigobryum deflexum* Nees. Auf Felsen bei der Schleifmühle bei Lenzkirch (4. V. 02 C. M.). Auf Sandstein auf der Südseite des Ballenkopfs bei Hausach (24. V. 02 C. M.). An Felsen am Fußweg vom Silberberg nach dem „Zeiger" am Feldberg (6. VII. 02 C. M.). An Felsen am Zweiseenblick an der Bärhalde (1. VI. 03 C. M.). Im Walde im oberen Bärental (II. VI. 03 C. M.). An Felsen nordwestlich über dem Raimartihof am Feldsee ca. 1200 m (23. V. 03 C. M.). Am Weg von Ruhstein nach dem Mummelsee (12. IX. 03 C. M.). Am Weg zwischen Edelfrauengrab und Ruhstein (12. IX. 03 C. M.). An Felsen im Walde zwischen Hinterzarten und Silberberg (25. IX. 03 P. Janzen) Hb. Janzen!

80. *Mastigobryum trilobatum* Nees. An Felsen neben dem Gertelbachfalle bei Hundseck (2. III. 02 C. M.). Auf Waldboden auf der Südseite des Ballenkopfs bei Hausach im Kinzigtale (24. V. 02 C. M.). Auf Waldboden zwischen Nillhöfe und Brandkopf bei Zell a. H. (24. V. 02 C. M.). Am Fuße einer Tanne im Walde zwischen Höchst und Bubenbach bei Neustadt (27. VII. 02 C. M.). An faulen Tannenwurzeln in der Hexenküche unterhalb Hohbruck im St. Wilhelmertale c. sporog. cop! (20. VIII. C. M.). Am Südwestufer des Schluchsees (1. VI. 03 C. M.). An Sandstein zwischen Edelfrauengrab und Ruhstein (12. IX. 03

C. M.). Im oberen Teile des Biberachtales an der Hornisgrinde (12. IX. 03 C. M.). Im Walde am Ufer des Mummelsees (12. Sept. 03 C. M.). Auf Waldboden im Sägenwald zwischen Spießhorn und Menzenschwand, ca. 1000 m. (4. X. 03 C. M.). Großer Wiedenbach östl. vom Schützenhaus am Waldsee bei Freiburg (16. XII. 03 Kobelt)!

Anm. Da das Sporgon sehr selten gefunden wurde, will ich hier eine Beschreibung nach den Exemplaren vom genannten Standorte folgen lassen:

Perianthium, 6 mm lang und 1 mm breit, weißlich, einzeln oder zu mehreren in Abständen, an kurzem Aste, der auf der Stengelrückseite entspringt, inmitten zahlreicher Rhizoiden, walzenförmig, gegen die Mündung enger, hier mit 3 an der Spitze gekerbten Zipfeln. Zellen an der Perianth-Mündung 15 × 50 μ diam. unverdickt, in der Mitte 25 × 50 μ diam, an der Basis 40 × 200 μ diam. Perianth hier mehrzellschichtig.

Kapsel auf sehr langem (5—7 cm lang) und 1 mm dickem, wasserhellem Stiele, oval bis walzenförmig. Sporen braun, 10—12 μ diam. deutlich warzig rauh. Elateren überall annähernd gleich dick, nicht peitschenförmig auslaufend, gerade und mehrmals gedreht, mit doppelter, rotbrauner Spitze. 10 μ diam. und 250—300 μ lang. Die Sporogone reifen im August.

Geocalyx Nees.

81. *Geocalyx graveolens* Nees. Auf faulem Holze im Walde auf der Südwestseite des Feldsees, neben dem Bach c. spor. (6. VII. 02 C. M.).

Anm. Diesen Standort habe ich lange Zeit vergeblich gesucht. Am Seebuck, ob an der genannten Stelle weiß ich nicht, wurde die Pflanze seinerzeit von Dr. Jack gesammelt. Sie gehört in unserer Flora zu den größten Seltenheiten.

Odontoschisma Dum.

82. *Odontoschisma sphagni* Dum. In dem Moore bei der Ravennasäge zwischen Höllsteig und Hinterzarten (3. V. 03 C. M.). Auf Moorboden im Titiseemoor (3. V. 03 C. M.).

83. *Odontoschisma denudatum* Dum. Auf faulem Holz im Titiseemoor (3. V. 03 C. M.). Auf morschem Holz am Zastlerbach, zwischen „Kluse“ und Zastlerloch ca. 1000 m. (27. IX. 03 C. M.). Auf morschem Holz in der Alpersbachschlucht zwischen Posthalde und Höllsteig (19. IX. 01 C. M.).

Lepidozia Dum.

84. *Lepidozia reptans* Nees. Auf faulem Holz zwischen Ursee und Windgfällweiher (4. V. 02 C. M.). Auf feuchtem Waldboden zwischen Brandkopf und Nillhöfe bei Zell a. H. (24. V. 02 C. M.). Am Hohen Zinken bei Präg (26. IV. 02 C. M.). Im Walde zwischen Zweiseenblick und Aha (1. VI. 03 C. M.). Auf faulem

Holze am Weg von Todtnau nach Bernauer Kreuz (11. VI. 03 C. M.). Im Walde zwischen Dresselbach und Grünwald beim Schluchsee (19. VII. 03 C. M.). Zwischen Edelfrauengrab und Ruhstein (12. IX. 03 C. M.). An Felsen am Zweiseenblick auf der Bärhalde (1. VI. 03 C. M.). Am Mannheimer Weg bei Hundseck (13. IX. 03 C. M.).

85. *Lepidozia setacea* Mitt. Im Schluchseemoor (1. VI. 03 C. M.). Auf Moorerde im Scheibenlechtenmoor östl. vom Spießhorn (4. X. 03 C. M.).

86. *Lepidozia trichoclados* C. M. Auf der Nordseite des Pflugscharfelsen am Schauinsland (30. IX. 03 R. Neumann)! Auf der Nordseite des Herzogenhorns. an dem Fußweg, an Felsen c. sporog! (4. X. 03 C. M.).

Blepharostoma Dum.

87. *Blepharostoma trichophyllum* Dum. Auf Erde in dem Tälchen von der Luisenhöhe nach Au bei Freiburg (5. III. 02 C. M.). Auf Felsen zwischen Präg und Weißenbacher Höhe (26. IV. 02 C. M.). Auf faulem Holze am Hohen Zinken bei Präg (26. IV. 02 C. M.). Am Weg von Hölzlebruck nach dem Hochfirst (4. V. 02 C. M.). An Steinen beim Ursee bei Lenzkirch c. spor. cop. (4. V. 02 C. M.). Am Grunde von Tannen am Weg von Todtnau nach dem Silberberg (11. VI. 03 C. M.). Am Hüttenwasen am Feldberg (23. V. 03 C. M.). Auf Steinen im Walde beim Bernauer Kreuz bei Todtnau (11. VI. 03 C. M.). Im Walde im oberen Bärental (11. VI. 03 C. M.). Im Walde westlich vom Feldsee (6. VII. 02 C. M.). Zwischen Scheibenlechtenmoor und Sägenwald bei Menzenschwand (4. X. 03 C. M.).

Ptilidium Nees.

88. *Ptilidium ciliare* Hpe. Auf faulem Brückenbalken im Walde im oberen Bärental c. spor. cop. (11. VI. 03 C. M.). An feuchten Stellen im obersten Teile des Prägbachtales (11. VI. 03 C. M.). Auf Erde beim Zweiseenblick an der Bärhalde (18. VII. 03 C. M.). Auf Erde im Biberkessel an der Hornisgrinde (12. IX. 03 C. M.). An einer feuchten Felswand östlich von der Zastlerhütte ca. 1350 m in 10 cm tiefen Rasen (27. IX. 03 C. M.). Auf einem Baumstumpf im Titiseemor (3. V. 03 C. M.). Auf Grasboden auf der Grafenmatte zwischen Feldberg und Herzogenhorn (4. X. 03 C. M.).

89. *Ptilidium pulcherrimum* Hpe. Am Weg von Präg nach der Weißenbacher Höhe (26. IV. 02 C. M.). Auf faulem Holze am Hohen Zinken bei Präg (26. IV. 02 C. M.). An Tannen bei der Schleifmühle bei Lenzkirch (4. V. 02 C. M.). An Tannen und faulem Holz am Windgfällweiher (4. V. 02 C. M.). Am Fuße von Tannen im Walde am Ursee (4. V. 02 C. M.). An Tannen beim Hüttenwasen am Feldberg (23. V. 03 C. M.). An Tannen im Walde beim Schluchsee (1. VI. 03 C. M.). An Felsen am Zweiseenblick auf der Bärhalde (1. VI. 03 C. M.). An faulem Holz im Walde im oberen Bärental (11. VI. 03 C. M.). An

Tannen beim Bernauer Kreuz bei Todtnau (11. VI. 03 C. M.). Beim Rechenfels an der Haslach unterhalb Lenzkirch (25. VII. 03 C. M.). Am Abhang des Hornisgrinde gegen den Biberkessel (12. IX. 03 C. M.). An Bäumen im Sägenwald zwischen Spießhorn und Menzenschwand (4. X. 03 C. M.). Am Ostabhang des Spießhorns an Bäumen (4. X. 03. C. M.).

Trichocolea Nees.

90. *Trichocolea tomentella* Nees. An einem Waldbächlein im Kunklerwald im oberen Glottertal (20. III. 02 C. M.). Auf Steinen im Zastlerbach bei der „Kluse" (27. IX. 03 C. M.).

Diplophylleia Trev.

91. *Diplophylleia albicans* Trev. Auf Felsen neben dem Gertelbachfalle bei Hundseck (2. III. 02 C. M.). Auf Erde in dem Tälchen von der Luisenhöhe nach Au bei Freiburg (5. III. 02 C. M.). An der Straße vom Fuchsköpfle nach dem Schlauderberghof bei Freiburg (20. III. 02 C. M.). An der Straße zwischen Prechtal und Hornberg, an nassen Felsen (24. V. 02 C. M.). Auf Boden im Walde zwischen Brandkopf und Nillhof bei Zell a. H. (24. V. 02 C. M.). An Sandstein auf der Südwestseite des Ballenkopfs bei Hausach im Kinzigtale (24. V. 02 C. M.). An trockenen Felsen bei Aitern am Belchen (6. VII. 02 C. M.). An Felsen in der „Hexenküche" im St. Wilhelmertale (20. VIII. C. M.). An Felsen im St. Wilhelm, am Abhang zwischen Katzensteig und Wittenbachtälchen (20. VIII. 02 C. M.). Auf Erde und Felsen in der Ravennaschlucht bei Höllsteig (3. V. 03 C. M.). Auf Erde am Weg von Todtnau nach dem Bernauer Kreuz (11. VI. 03 C. M.). An Felsen am Prägbachwasserfall (11. VI. 03 C. M.). Bei Edelfrauengrab (12. IX. 03 C. M.). Im oberen Biberachtale an der Hornisgrinde (12. IX. 03 C. M.). Im Walde bei der Karthaus bei Freiburg (21. X. 03 C. M.).
92. *Diplophylleia taxifolia* Trev. Auf dem Fußweg vom Silberberg nach dem Zeiger am Feldberg (6. VII. 02 C. M.).
93. *Diplophylleia obtusifolia* Trev. Auf Erde im Walde beim Ursee bei Lenzkirch (4. V. 02 C. M.). Im Walde bei Bubenbach bei Neustadt mit *Ceph. bicuspidata* (20. VII. 02 C. M.). Auf Erde an Felsen zwischen Präg und Gschwend bei Todtnau (21. III. 03 C. M.). Auf Erde am Wege im Diesendobel am Schauinsland (11. Aug. 1903 Janzen)! Im oberen Teile des Biberachtales an der Hornisgrinde (12. IX. 03 C. M.). Auf Erde beim Hüttenwasen am Feldberg (23. V. 03 C. M.). An einem Erdabhange bei der Schleifenmühle bei Lenzkirch (19. VII. 03 C. M.). Auf Erde bei der Lochrütte am Feldberg (4. X. 03 C. M.). Auf Erde auf der Holzschlägermatte am Schauinsland (7. XI. 03 C. M.).

Scapania Dum.

94. *Scapania irrigua* Dum. Am Nordufer des Feldsees, auf moorigem Boden (12. IX. 03 C. M.). An der Straße im oberen Zastlertal

bei ca. 780 m (27. IX. 03 C. M.). Feuchte Stellen im Zastlerloch ca. 1100 m (27. IX. 03 C. M.). Im oberen Bärental, nahe dem Reimartihof, an schattig-feuchtem Wegrand (25. IX. 03 Janzen) Hb. Janzen!

95. ***Scapania paludosa*** C. Müll.[1]) Außer den in den Mitt. des bad. Ver. 1902 p. 287 publizierten Fundorten wurden mir noch folgende bekannt:

Auf Sumpfstellen an der Grüblewand unterhalb des Felsenweges am Feldberg (6. VII. 02 C. M.). Auf Erde neben einem Bächlein auf der Südostseite der Zastlerwand (16. VIII. 02 C. M.).

var. rubiginosa C. Müll. n. var.

Auf Sumpfwiesen bei der Baldenweger Viehhütte am Feldberg ca. 1325 m (9. VI. 1898 C. M.).

Pflanze viel kleiner, nur 2—3 cm lang, auf sumpfigem Boden im Gebirge, wo sie lockere, niedergedrückte, rotbraune Rasen bildet. Blätter wie bei der typischen Pflanze, nur kleiner. Commissur der unteren Blätter hie und da länger und weniger stark gebogen. Bis jetzt nur von dem angeführten Standort bekannt.

96. *Scapania dentata* Dum. An Steinen am Silberberg (6. VII. 02 C. M.). Am Weg vom Silberberg nach dem Zeiger am Feldberg (6. VII. 02 C. M.). An Sumpfstellen am Weg vom Feldsee nach dem Rinken ca. 1160 m (23. VI. 03 C. M.). An Felsen am Prägbachwasserfall (11. VI. 03 C. M.). Am nassen Felsen neben dem Weg auf der Nordseite des Herzogenhorns (4. X. 03 C. M.).

Forma ambigua De Not. = Übergang zu *Scap. undulata*: Auf feuchten Stellen zwischen Felsenweg und Mittelbuck am Feldberg (6. VII. 02 C. M.). Auf Sumpfboden an der Grüblewand unterhalb des Felsenweges am Feldsee (6. VII. 02 C. M.). In der Rinne östlich von der großen Rinne am Seebuck, in großer Menge (16. VIII. 02 C. M.). Auf Erde im oberen Bärental (11. VI. 03 C. M.). Auf Sumpfstellen im oberen Teil des Prägertales (11. VI. 03 C. M.). An nassen Felsen in der „Hexenküche“ im St. Wilhelmertal (20. VIII. 02 C. M.). An feuchten, erdbedeckten Felsen neben der Notschreistraße, oberhalb Aftersteg bei Todtnau (22. III. 03 C. M.).

97. *Scapania undulata* Dum. In einem Bächlein auf der Ostseite des Windgfällweihers (4. V. 02 C. M.). In einem Bächlein zwischen Höchst und Bubenbach bei Neustadt (27. VII. 02 C. M.). An Steinen in einem Bächlein am Weg vom Silberberg nach dem Zeiger am Feldberg (6. VII. 02 C. M.). Im Walde am Weg von Neustadt nach Höchst, auf Sandstein (29. VIII. 02 C. M.). An Granit am Schluchsee an der Stelle, wo die Straße nach Dorf Schluchsee abzweigt (24. IX. 02 C. M.). In einem Bächlein am Hüttenwasen am Feldberg (23. V. 03 C. M.). In einem Bächlein

---

[1]) Neue und kritische Lebermoose, Bull. Herb. Boiss. 1903 no. 1 p. 40.

am Weg vom Feldberg nach dem Zweiseenblick (1. VI. 03 C. M.). In einem Bächlein bei Aha am Schluchsee (1. VI. 03 C. M.). An einer Sumpfstelle im oberen Teil des Prägbachtales (11. VI. 03 C. M.). Im oberen Bärentale (11. VI. 03 C. M.). Am Prägbachwasserfall an Felsen (11. VI. 03 C. M.). Zwischen Edelfrauengrab und Ruhstein (12. IX. 03 C. M.). Im oberen Biberachtal an der Hornisgrinde (12. IX. 03 C. M.). Auf Sumpfboden zwischen Baldenwegerbuck und Feldbergturm bei ca. 1450 m (27. IX. 03 C. M.). An Steinen im Ausfluß des Scheibenlechtenmoors am Spießhorn ca. 1050 m (4. X. 03 C. M.). An einem Felsen an der Holzschlägermatte am Schauinsland (7. X. 03 Neumann)! Im Straßengraben zwischen Fürsatz und Rufenhütte am Feldberg (10. II. 03 C. M.).

Forma purpurea Nees. Auf kiesig nassen Stellen neben dem Felsenweg am Feldberg (4. X. 03 C. M.).

Anm. Es ist in den meisten Fällen nicht zu entscheiden, ob die Mittelformen zwischen *Scap. dentata* und *Scap. undulata*, die ich mit dem *De Notaris*'schen Namen *ambigua* bezeichnet habe, besser zu der einen oder der anderen der genannten Arten zu stellen sind. Sie zeigen recht deutlich, daß *Scap. dentata* und *Scap. undulata* nur eine große Formengruppe darstellen, die nur aus praktischen Gründen getrennt beibehalten wurde.

98. *Scapania subalpina* Dum. Auf feuchter Erde an der oberen Zastlerwand bei ca. 1400 m (13. VIII. 02 C. M.). Auf Erde an der Zastlerwand bei ca. 1350 m, südöstlich von der Zastlerhütte, neben dem Bache (16. VIII. 02 C. M.). In dem Sumpfe zwischen Baldenwegerbuck und Feldbergturm bei ca. 1450 m zusammen mit *Harpanthus Flotowianus*. reichlich und sehr schön (27. IX. 03 C. M.).

99. *Scapania nemorosa* Dum. An Felsen neben dem Gertelbachwasserfalle bei Hundseck (2. III. 02 C. M.). Auf Erde an einem Fußweg oberhalb Merzhausen, in der Bodlesau bei Freiburg (5. III. 02 C. M.). An Steinen zwischen Präg und Weißenbacher Höhe (26. IV. 02 C. M.). Zwischen Ursee und Windgfällweiher (4. V. 02 C. M.). An nassen Felsen an der Straße zwischen Hornberg und Prechtal (24. V. 02 C. M.). Auf Sandstein zwischen Brandkopf und Nillhöfe bei Zell a. H. (24. V. 02 C. M.). An Waldfelsen bei der Kybburg bei Freiburg (15. VI. 02 C. M.). An trockenen Felsen bei Aitern am Belchen (6. VII. 02 C. M.). Am Weg vom Silberberg nach dem „Zeiger" am Feldberg (6. VII. 02 C. M.). Auf Erde im Walde bei Bubenbach bei Neustadt (27. VII. 02 C. M.). An nassen Felsen in der „Hexenküche" im St. Wilhelmertal (20. VIII. 02 C. M.). An Felsen neben der Straße zwischen Präg und Gschwend bei Todtnau (21. III. 03 C. M.). Im Walde am Schluchsee (1. VI. 03 C. M.). Am Weg von Rothaus nach Steinamühle (1. VI. 03 C. M.). Auf Waldboden im oberen Prägtal (11. VI. 03 C. M.). Im Walde bei Kappel bei Neustadt (25. VII. 03 C. M.). Bei Edelfrauengrab (12. IX. 03 C. M.). Im oberen Biberachtal an der

Hornisgrinde (12. IX. 03 C. M.). Am Südwestufer des Schluchsees (1. VI. 03 C. M.). Am Ausfluß des Scheibenlechtenmoors am Spießhorn (4. X. 03 C. M.). Im Walde bei der Karthaus bei Freiburg (21. X. 03 C. M.).

Forma ad Scap. undulatam transgrediens. In einem Torfloch im Hinterzartner Moor (3. V. 03 C. M.).

100. *Scapania aequiloba* Dum. In einer Lößschlucht bei Ihringen, an der Schattenseite. Kaiserstuhl (28. V. 03 Janzen)!

101. *Scapania Helvetica* Gottsche. Auf Erde zwischen Rufenhütte und Raimartihof am Feldsee ca. 1150 m (10. V. 03 C. M.). Auf faulem Holz im obersten Teil des Prägbachtales unterhalb der „Glockenführe" mit *Scap. umbrosa* und *Lophozia Wenzelii* (11. VI. 03 C. M.). An der Kappelerwand am Schauinsland ca. 1260 m (7. X. 03 Neumann)!

Anm. Das spärliche Material vom Schauinsland läßt nicht mit Sicherheit sagen, ob die Pflanze wirklich zu dieser Art gehört.

102. *Scapania curta* Dum. Auf Erde im Walde bei Hözlebruck bei Neustadt (4. V. 02 C. M.). Im Walde bei Bubenbach bei Neustadt (20. VII. 02 C. M.). Auf Lehmboden neben der Waldseestraße bei Freiburg (2. I. 03 C. M.). Auf Erde bei Kappel bei Neustadt (25. VII. 03 C. M.). Auf Erde an der Straße von Schluchsee nach Dresselbach (19. VII. 03 C. M.). Am Weg zwischen Grünwald und Schleifmühle bei Lenzkirch (19. VII. 03 C. M.). Auf Erde beim Kybfelsen bei Freiburg (15. X. 03 C. M.). Im oberen Bärental, nahe dem Raimartihof auf morschem Baumstumpf, neben der Straße (25. IX. 03 Janzen) Hb. Janzen!

var. rosacea Corda. Auf einem Fußpfad beim Schluchsee, beim Feldmoos (1. VI. 03 C. M.).

103. *Scapania umbrosa* Dum. Auf faulem Holz beim Hohen Zinken bei Präg (26. IV. 02 C. M.). An Sandsteinfelsen zwischen Brandkopf und Nillhöfe bei Zell a. H. (24. V. 02 C. M.). Am Weg vom Silberberg nach dem „Zeiger" am Feldberg (6. VII. 02 C. M.). An Granitsteinen im Walde zwischen Oberbränd und Bubenbach bei Neustadt (27. VII. 02 C. M.). An der Stelle, wo die Rinkenstraße ganz nahe an das Zastlerloch herankommt (13. VIII. 02 C. M.). Im oberen Teile der Ravennaschlucht bei Höllsteig (3. V. 03 C. M.). Im „Napf" am Feldberg (23. V. 03 C. M.). Am Weg vom „Napf" nach dem Hüttenwasen (23. V. 03 C. M.). Im Walde bei Bernauer Kreuz bei Todtnau (11. VI. 03 C. M.). Auf Gneisfelsen beim Gasthaus Adler im Bärental (4. IX. 03 Janzen) Hb. Janzen! Am „Mannheimer Weg" beim Hundseck (13. IX. 03 C. M.). Im oberen Biberachtal an der Hornisgrinde (12. IX. 03 C. M.). Auf faulem Holz im obersten Teil des Prägbachtales unterhalb der „Glockenführe" (11. VI. 03 C. M.).

Radula Dum.

104. *Radula complanata* Dum. An Buchen beim Schlößchen Bronnen im Donautale (3. IX. 02 C. M.). An Buchen im Bergwald bei Pfullendorf (1. IX. 02 C. M.).

105. *Radula Lindbergiana* Gottsche. An einem Felsen an der Zastlerwand mit *Marsupella Badensis* (3. VIII. 02 C. M.). An Felsen am Prägbachwasserfall (11. VI. 03 C. M.).

Madotheca Dum.

106. *Madotheca levigata* Dum. An Kalkfelsen und am Fuße von Laubholzbäumen im Wutachtal zwischen Achdorf und dem Wutachsteg oberhalb Grimmelshofen, auf der linken Bachseite (13. IV. 02 C. M.). An Kalkfelsen im Walde zwischen Schlößchen Bronnen und Beuron im Donautale (3. IX. 02 C. M.).

107. *Madotheca platyphylla* Dum. An Kalkfelsen an der Nordseite des Schönbergs bei Freiburg (13. III. 02 C. M.). An Buchen im Bergwald bei Pfullendorf (1. IX. 02 C. M.). An Buchen im Walde zwischen Schloß Bronnen und Beuron (3. IX. 02 C. M.). An Bäumen an einer Quelle neben der Donautalstraße zwischen Beuron und Werrenwag („Schmittenbronn") (3. IX. 02 C. M.). An Laubholz am Weg von Hirschsprung nach Breitnau (28. IX. 02 C. M.). An Kalkfelsen beim Schlößchen Bronnen im Donautale bei Beuron (3. IX. 02 C. M.). An Nagelfluhfelsen bei Heiligenberg am Bodensee (4. IX. 02 C. M.). An Bäumen zwischen Brombergkopf und Kybfelsen bei Freiburg (15. X. 03 C. M.).

var. squarrosa Nees. An Laubholz neben der Wutach unterhalb Achdorf (13. IV. 02 C. M.).

108. *Madotheca Baueri* Schffn. An Laubholz neben der Wutach unterhalb Achdorf (13. IV. 02 C. M.). An einem Ahorn am Weg vom Schlößchen Bronnen nach Beuron (3. IX. 02 C. M.). An einem Nußbaum in Gschwend bei Todtnau (21. III. 03 C. M.). An einer Buche im Rinkendobel oberhalb „Kluse" am Feldberg (27. IX. 03 C. M.). Auf Walderde und an verschiedenen Laubbäumen zwischen Brombergkopf und Kybfels (15. X. 03 C. M.).

109. *Madotheca rivularis* Nees. In dem obersten Teile des Urseebaches bei Lenzkirch (4. V. 02 C. M.). An Felsen am Weg vom Kybfelsen nach dem Pflugscharfels am Schauinsland (15. X. 03 C. M.). An Bäumen am Weg vom Brombergkopf nach dem Kybfelsen bei Freiburg (15. X. 03 C. M.). Am Rechenfels an der Haslach unterhalb Lenzkirch (25. VII. 03 C. M.).

Anm. Die Pflanzen vom letztgenannten Standort weichen habituell beträchtlich vom Typus ab. Sie sind viel schlaffer und wachsen an Bäumen, was ja sonst bei dieser Art kaum vorkommt. Die Blattöhrchen sind kleiner als sonst. Ich bin deshalb im Ungewissen, ob die Pflanze hier ihren richtigen Platz hat.

Lejeunea Lib.

110. *Lejeunea serpyllifolia* Lib. Auf Felsen bei der Schleifmühle bei Lenzkirch (4. V. 02 C. M.). An Felsen in der „Hexenküche" im St. Wilhelmertal (20. VIII. 02 C. M.). An Felsen zwischen Gschwend und Präg bei Todtnau (21. III. 03 C. M.). Am Prägbachwasserfall oberhalb Präg (11. VI. 03 C. M.). Am Rechenfels an der Haslach, unterhalb Lenzkirch (25. VII. 03 C. M.).

Bei Edelfrauengrab (12. IX. 03 C. M.). Am Weg zwischen Kybfels und Pflugscharfels am Schauinsland (15. X. 03 C. M.).

111. *Lejeunea ulicina* Tayl. An einer Tanne neben dem Gertelbach-Wasserfall bei Hundseck (3. III. 02 C. M.). An einer Tanne am Fußweg vom Bohrer nach Langackern bei Freiburg (7. VI. 03 C. M.). Im oberen Teil der Gertelbachschlucht an Tannen ziemlich häufig (13. IX. 03 C. M.). — Von hier konnte ich 100 Exemplare für die „Hep. europ. exsicc." mitnehmen.

Frullania Dum.

112. *Frullania dilatata* Dum. An der Waldstraße am Fuchsköpfle bei Freiburg. an Tannen (20. III. 02 C. M.). An Mauern zwischen Mühlenbach und Elzach (25. V. 02 C. M.). An Buchen am Weg von Buchheim nach Schlößchen Bronnen im Donautal (3. IX. 02 C. M.). An Eichen am Brombergkopf bei Freiburg (15. X. 03 C. M.).

113. *Frullania fragilifolia* Tayl. An Tannen auf der Südseite des Ballenkopfs bei Hausach im Kinzigtal (24. V. 02 C. M.). An Felsen nordwestlich über dem Raimartihof am Feldsee ca. 1200m (21. VI. 03 C. M.). An Tannen im Walde zwischen Edelfrauengrab und Ruhstein (12. IX. 03 C. M.). An Tannen im oberen Teil der Gestelbachschlucht ziemlich häufig (13. IX. 03 C. M.). An Weißtannen im Sägenwald zwischen Spießhorn und Menzenschwand ca. 1000 m (4. X. 03 C. M.).

114. *Frullania tamarisci* Dum. An Felsen zwischen Ursee und Windgfällweiher (4. V. 02 C. M.). An Bäumen am Weg von Farrenkopf nach Hausach im Kinzigtal (24. V. 02 C. M.). An trockenen Felsen bei Aitern am Belchen (6. VII. 02 C. M.). An Felsen zwischen Katzensteig und Wittenbachtälchen in St. Wilhelm (20. VII. 02 C. M.). An Felsen in der Ravennaschlucht bei Höllsteig (3. V. 03 C. M.). Am Weg vom Rothaus nach der Steinachmühle (1. VI. 03 C. M.). Zwischen Edelfrauengrab und Ruhstein (12. IX. 03 C. M.). An Tannen im Sägenwald zwischen Spießhorn und Menzenschwand 1000 m. (4. X. 03 C. M.). An Eichen am Brombergkopf bei Freiburg (15. X. 03 C. M.).

Anthoceros.

115. *Anthoceros punctatus* L. Im Graben neben der Straße durchs Immental nach dem „Jägerhäusle" bei Freiburg (24. X. Geheeb, C. M.).

116. *Anthoceros levis* L. An der gleichen Stelle, wie die vorige Art, zusammen mit *Fossombronia cristata.* (X. 03. Geheeb. Janzen, C. M.).

Freiburg i. Bg., Weihnachten 1903.

Pflanzengeographische Studien aus Böhmen.

Von

Dr. J. Podpěra (Olmütz).

Durch die in den neuesten Jahrzehnten gemachten ökologischen Studien wurden die früheren Ansichten über die sogenannte Bodenstetigkeit der einzelnen Pflanzenarten sehr erschüttert. Es gibt zwar Gebiete, in welchen eine gewisse, manchmal auch sehr markante Gliederung der Vegetation nach dem geologischen Substrate kennbar ist, es lassen sich ganze Artenreihen von bodensteten Pflanzen zusammenstellen, jedoch lassen sich dagegen andere Gebiete anführen, wo sich diese Tatsache nicht konstatieren läßt.

Indem ich, was die allgemeinen Erklärungen und Literatur betrifft, auf Warming's und Schimper's Pflanzengeographien hinweisen kann, will ich auf diejenige Arbeit aufmerksam machen, wo ein schönes Beispiel zur Frage der sogenannten Bodenstetigkeit in unserem Gebiete gegeben wurde. Es ist dies die Mitteilung Drude's [1] über das Vorkommen von *Carex humilis* Leyss. auf Granulit, also auf einem solchen Substrate, welches nach Thurmann's Einteilung als vollständig hygrophil bezeichnet sein muß. Nach den durchgeführten Analysen ist die Menge des CaO in diesen Gesteinen als absolut kleine zu bezeichnen (1,85 und 0,9 %). Drude faßt dann seine Ansicht folgendermaßen zusammen: „Das Substrat spielt bei der lokalen Verteilung der Formationen und Genossenschaften, abgesehen von der lokalen Hydrographie oder mit dieser verbunden, die wichtigste Rolle. Der chemische Charakter des Bodens, ausgedrückt in Salz-, Kalk- oder Kieselsäure-Reichtum, ist überall von Wichtigkeit und oft allein entscheidend. Wo aber chemische Boden-Gleichförmigkeit in einer Landschaft herrscht, vermögen die physikalischen Verschiedenheiten des Bodens aus ihrer sekundären Rolle in die primäre einzutreten, indem sie im Kampfe um den Standort den Ausschlag geben. In solchen Fällen treten Granitgeröllfelsen, Kalkfelsen, Kalkhügel usw. auf. Verschiedene Florenbezirke desselben Gebietes unterscheiden sich vielfach voneinander durch besondere Verteilungsregeln in Hinsicht auf den Bodeneinfluß."

[1] Drude, O. Berichte d. deutschen botan. Gesellschaft 1887 (286—93).

Bei meinen Studien, welche ich in den verflossenen Jahren im böhmischen Steppengebiete durchgeführt habe, kam ich auf einige interessante Fälle, die als kleiner Beitrag zur Frage der Bodenstetigkeit angesehen werden können.

Nebst dem Vorkommen einer thermophilen Vegetation auf ganz kieselreichen Gesteinen, auf welche ich schon früher bei der Besprechung[1]) der Vegetation der südböhmischen thermophilen Insel (Krumau) hingewiesen habe, hat neuerdings auch K. Domin[2]) über einen bemerkungswerten Fall einer thermophilen Vegetation auf Granitboden im Moldautale bei Zvíkov berichtet, wo er die *Stipa pennata* (L.) auf Granitboden gefunden hat.

Schon den älteren böhmischen Floristen, wie W. J. Sekera,[3]) Em. Purkyně[4]) war diese Tatsache bekannt, jedoch wurde das rege Interesse für dieselbe seit der Zeit ein größeres, wo durch die bryologisch-floristische Tätigkeit im Königreiche Böhmen eine weitere Basis für die Pflanzengeographie geschaffen wurde. Velenovský hat darauf hingewiesen, daß die eruptiven Substrate Nordböhmens sich gegen die Phanerogamen ganz anders verhalten, als gegen die Laub- und Lebermoose. „Wir finden nämlich eine Reihe von ausgesprochenen Kalkpflanzen in der Umgebung Prags auf Kalkboden oder kalkigen Substraten verbreitet, welche aber gleichzeitig auf den Phonolithen und Basalten Nordböhmens wachsen, obzwar sie den Graniten und reinen Quarzböden regelmäßig ausweichen, während die bryologische Vegetation auf Basalten und Phonolithen vollständig verschieden ist. Die eruptiven Gesteine des böhmischen Mittelgebirges verhalten sich durch ihre chemische Natur und physikalische Zusammensetzung, wie die Quarz- Glimmer- und Feldspatböden." [6]) Die Entscheidung, ob hier die chemische oder physikalische Beschaffenheit des Bodens maßgebend ist, läßt der Verfasser frei.

Bei meinen pflanzengeographischen Studien in Nordböhmen konnte ich dieses Phänomen nur bestätigen. Obzwar ich den Laubmoosen und deren Teilnahme an unseren Pflanzenformationen eine besondere Aufmerksamkeit zuwendete, konnte ich von der thermophilen [7]) Laubmoosvegetion der Prager Umgebung nur *Hymenostomum crispatum* Br. germ. (Ranná bei Laun) und *Tortella squarrosa* Brid. (auf zwei Lokalitäten: auf Basaltboden bei Ranná und auf Phonolithboden des Deblik nördlich von Leitmeritz) nachweisen. Jedoch sei hier besonders betont, daß

---

[2]) Podpěra, J., Bryologische Beiträge aus Südböhmen. (Sitzb. d. k. böhm. Gesellsch. d. Wissenschaften in Prag. 1898).

[2]) Durch das Moldautal zwischen Zvíkov und Kamýk. (Ber. d. böhm. Gesellsch. für Erdkunde VII Nr. 10 (1902) [Böhmisch]).

[3]) Sekera, Flora der Basaltformation um Münchengrätz in Böhmen. (Öst. bot. Zeitschr. 209 1869).

[4]) Purkně, Em., Anleitung zur pflanzengeographischen Schilderung einzelner Florenbezirke in Böhmen. Lotos 1860.

[6]) Velenovský: Laubmoose Böhmens 52 (1897).

[5]) Vergl. J. Podpěra, Einige Bemerkungen zur geographischen Verbreitung der Laubmoose in Mitteleuropa. (Englers Jahrb. Bd. 31. H. 4—5. 1902).

dieses Laubmoos auf diesen Lokalitäten als Steppenbegleiter aufzufassen ist, was sich aus den begleitenden Phanerogamen erklären läßt. Im übrigen, wie schon erwähnt wurde, ist die Moosvegetation dieser Standorte derjenigen auf Kieselboden vollständig gleich.

In der dortigen Pflanzendecke muß in erster Reihe das starke Hervortreten der Steppenformation hervorgehoben werden, welche hier hauptsächlich in zwei Zentren ihren Höhepunkt erreicht: Erstlich an den westlichen Hängen des böhmischen Mittelgebirges in der Gegend zwischen Laun und Postelberg nördlich bis Brüx und Dux, zweitens an den seitlichen Hängen des Leitmeritzer Mittelgebirges, hauptsächlich denjenigen, welche sich der Elbe zuneigen.

Im allgemeinen fehlen in diesem Gebiete nur wenige der böhmischen thermophilen Elemente, hauptsächlich solche, welche die Kalkfelsen der südlichen Umgebung Prags begleiten, und die ich als Zugehörige der meridionalen Assoziation in der böhmischen Flora betrachte. Als Beispiel dieser Elemente kann *Dracocephalum austriacum* L. gelten. Ferner *Gagea bohemica* Schult., *Erithronium dens canis* L., *Anacamptis pyramidalis* Rich., *Euphorbia angulata* Jacq., *Xeranthemum annuum* L., *Pulmonaria mollissima* Kern., *Ceratocephalus orthoceras* DC., *Glaucium phoeniceum* Crantz., *Reseda Phyteuma* L., *Helianthemum fumana* Mill., *Brassica elongata* Ehrh., *Bupleurum virgatum* Reichb. usw.

Dagegen scheinen mir nicht ohne Interesse diejenigen thermophilen Arten zu sein, welche allein in Böhmen im Gebiete des böhmischen Mittelgebirges vorkommen. Als solche kann ich folgende Arten anführen: *Asplenum Ceterach* L., *Avena desertorum* Less., *A. pratensis* L., subsp. *subdecurrens* Borb., *Ophrys muscifera* Huds., (Weiße Lehnen), *Artemisia austriaca* Jacq., *Thymus collinus* W. K., *Marrubium peregrinum* L., *Paeonia peregrina* Mill., *Erysimum bohemicum* Podp., *Viola ambigua* W. K., *Dianthus tenuifolius* Schur., *D. plumarius* L., *Silene longiflora* Ehrh., *Linum austriacum* L., *Trigonella monspeliaca* L., *Astragalus exscapus* L. (Diese Art jedoch auch auf den Ackosen bei Kralupy).

Dagegen fehlen hier, wie schon erwähnt wurde, alle diejenigen thermophilen Laubmoose, welche als Mitglieder der meridionalen Moosassoziation in einer großen Anzahl die Kalkfelsen der Umgebung von Prag bewohnen. Als Repräsentanten der Moosbegleitung der eruptiven Felsen können angeführt werden:

Hymenostomum microstomum Hdw., *H. crispatum* Br. germ., *Tortula muralis* L., *T. ruralis* L., *Tortella squarrosa* Brid., *Schistidium apocarpum* L., *Grimmia leucophaea* Grw., *G. commutata* Hüb., *Orthotrichum rupestre* Schl., *Bryum caespiticium* L., *Hypnum cupressiforme* L. Überhaupt muß betont werden, daß die Moosvegetation sehr spärlich ist; die Felsen sind meist vollständig kahl, und nur hier und da treffen wir in einer Kluft ein Moospolster. Auch die Flechten, soweit sie mir bekannt sind,

gehören nicht zu den kalkliebenden Arten. *(Rhizocarpon geographicum. R. Montagnei, Psora lurida, Endocarpon).*

Nach den vorausgeschickten kurzen Erläuterungen können wir zu einer anderen Tatsache übergehen, welche mir nicht minder interessant erscheint als die Bemerkungen über die thermophile Vegetation des böhmischen eruptiven Gebietes. Hier handelt es sich um die Elemente, welche ihrem Ursprunge nach zwei Vegetationslinien angehören, nämlich der nordöstlichen (d. h. der Linie, welche nördlich von den Karpathen verläuft) und der meridionalen Vegetationslinie. Die westlichen mitteleuropäischen Elemente kommen in Böhmen nur wenig in Betracht.

Es ist jedoch ein allgemein bekanntes Faktum, daß im Süden der Prager Umgebung, hauptsächlich im Flußgebiete der Moldau und Beraun auf Kalkfelsen eine überraschend große Anzahl von präalpinen Elementen wächst. Als Beispiele können hier angeführt werden: *Sesleria calcaria* Opiz, *Hieracium Schmidtii* Tausch, *H. candicans* Tausch, *Centaurea axillaris* Willd., *Thlaspi alpestre* L., *Biscutella laevigata* L., *Alyssum saxatile* L., *Helianthemum vineale* Pers., *Dianthus caesius* Sm., *Bupleurum longifolium* L., *Saxifraga Aizoon* Jacq., *Cotonoaster vulgaris* Lindl., *Pirus Aria* Ehrh.

Denselben Elementen begegnen wir auch mit einigen Ausnahmen auf den Basalten und Phonolithen des böhmischen Mittelgebirges. Nur im Vorkommen dieser Arten kann ich auf eine Differenz hinweisen. Während im Moldautale diese präalpinen Arten ziemlich tiefliegende Lokalitäten bewohnen, finden wir dieselben im Mittelgebirge vorzugsweise auf den Gipfeln der Phonolith- und Basaltkegel, wo sie gemeinschaftlich mit *Aster alpinus* L. die bunte Pflanzendecke dieser romantischen Felsen zusammensetzen. So könnten wir sie auf auf Boren bei Bilin, auf dem Milleschauer, dem Kamick, Geltsch, Roll, Bösig usw. beobachten. Während also in der Prager Umgebung diese Elemente gemeinschaftlich mit den thermophilen Elementen vorkommen, ist dies im Mittelgebirge nur selten der Fall. Es bringt dies auch der Hauptcharakter der thermophilen Vegetation des Mittelgebirges mit sich, welcher vorzugsweise durch die Steppe, weiter durch Eichenwälder, selten durch die Felsflora gebildet wird.

Es entsprechen also die im böhmischen Mittelgebirge liegenden Standorte viel mehr der ursprünglichen Heimat und dem Klima (jedoch nicht der Unterlage) dieser subalpinen Elemente, als die Kalkfelsen der südlichen Umgegend von Prag.

Einen Gegensatz zu diesen montanen Elementen bildet die thermophile Flora Böhmens. Ihrem Ursprunge nach gehören derselben drei verschiedene Vegetationslinien an:

1. Elemente von ausgesprochen meridionalem (mediterranem sensu lat.) Charakter.

2. Elemente von westlichem Charakter.

3. Elemente, die vorzüglich den Steppencharakter zeigen und meiner Ansicht nach der nordöstlichen Vegetationslinie angehören.

Die Unterlagen, auf welchen diese Elemente in Böhmen vorkommen, sind in erster Reihe die Kalkformationen der Silur- und Devonschichten, Sandsteine der Kreideformation (vorzüglich die Iserschichten), die eruptiven Gesteine (Basalte und Phonolithe Nordböhmens. Relativ häufiger sind sie auch auf den Porphyren) z. B. in der Umgebung von Teplitz und auf den Elbefelsen nordwestlich von Leitmeritz. Höchst selten kommen sie auf den Graniten (K. Domin bei Orlík), auf dem Gneis (von mir in der Umgebung von Krumau und auf den, die Budweiser Ebene gegen Norden begrenzenden Randhügeln bei Netolice und Vodňany beobachtet) vor.

Ein Unterschied aber liegt darin, daß die Formationen der Prager Umgebung auf Silurunterlagen mehr einen Felscharakter tragen, wogegen die Pflanzenformationen der eruptiven Gesteine Nordböhmens wieder eher einen Steppencharakter besitzen, da sie aus denselben Elementen zusammengesetzt sind, welche auch die Pflanzendecke des Schwarzbodens Südrußlands bilden. Die Entwickelung der thermophilen Flora auf kalkreichen Unterlagen läßt sich durch die Wirkung des Substrates allein erklären; dagegen bleibt die interessante Erscheinung der thermophilen Elemente auf Basalten und Phonolithen Nordböhmens zu erklären übrig. Der Charakter der dort vorkommenden Formationen ist absolut xerophil; ihren Höhepunkt erreicht die Steppe in der Launer Gegend und auf den Westabhängen des Mittelgebirges nördlich von Leitmeritz (Radobyl, Lovoš, Deblik). In östlicher Richtung weiter finden wir z. B. auf den Geltsch, Bösig, Roll ausgedehnte Wälder. Dasselbe beobachten wir, wenn wir von den Rändern des Launer Mittelgebirges gegen Osten fortschreiten. Hoblík, Ranná, Sandberg, Schusterberg, Klampenberg, Spitzberg, welche gegen Westen den östlichen Hang dieses Gebirges begrenzen, besitzen eine ausgesprochene Steppe, Milá auf dem Südabhange ist durch die pontischen Gebüsche (*Prunus fruticosa*, *Crataegus*, *Viburnum Opulus*) bewachsen, dagegen deckt die übrigen Hänge ein schöner Linden- und Eschenwald, und wenn man weiter gegen Osten geht, ist schon der Radlstein und die ganze Gruppe von Bergen, die sich um den Milleschauer gruppieren, bewaldet. Weiter östlich trifft man, wie schon erwähnt, auf dem Lovoš, Radobyl, Strážisko wieder die Steppe an, obzwar hier schon die pontischen Gebüsche in den Vordergrund treten und stellenweise manchmal auf der Nordseite schöne Wälder gedeihen. Im allgemeinen ist ersichtlich, daß nur die Randberge gegen Osten, Süden und Westen einen Steppencharakter besitzen. Daraus folgt aber weiter, daß der Steppencharakter dieser Formationen nur teilweise durch die Eigenschaften des Substrates begründet ist, und daß wir eine weitere Erklärung anderswo suchen müssen.

Im folgenden will ich auf Grund einiger mehr oder minder bekannter Tatsachen eine Erklärung versuchen.

1. Die durch die Steppenflora charakterisierte Gegend bilden die Randgebirge des böhmischen Mittelgebirges und zwar im Westen oberhalb der weiten Ebene, welche an der Eger, bei Laun anfangend, das ganze westliche Mittelgebirge breit umfaßt. Hier befinden sich große Sauerwiesen — Srpina — die denjenigen, welche das böhmische Elbetal so sehr charakterisieren, vollständig analog sind. Im Osten erheben sich die Leitmeritzer Basaltkegel knapp oberhalb der Elbe, an den Elbhängen, welche zu der Ebene des „Bauʾovicer Kessels“ und weiter zu der Raudnicer Ebene geneigt sind.

2. Es wurde bereits vom Prof. F. J. Studnička (Archiv 1887), darauf hingewiesen, daß die niedrigste Isohyete Böhmens (unter 500) gerade die Westhänge des Mittelgebirges (Postelberg Bilin) sowie die Mündung der Eger bei Lobositz umschließt. Indem wir hier vorläufig auf die weiteren regenarmen Gebiete Böhmens nicht eingehen, können wir auf die Wirkung dieses Phänomens hinweisen, welches hier durch die Waldlosigkeit, geringe Meereshöhe endlich auch durch die unverhältnismäßig starke Erwärmung der unteren Luftschichten verursacht ist, so daß die kleineren Wolken leicht durch die emporsteigenden Wärmeströme verjagt und vertrieben werden.

3. Das dritte Faktum ist durch die hohe Jahrestemperatur gegeben, welche um Leitmeritz (8,5°C) Lobositz (8,9°) sehr hoch erscheint und von welcher die von Laun nicht viel abweicht.

4. Erst auf Grund dieser drei Tatsachen können wir diejenige Wirkung erwähnen, welche durch ihre physikalischen Eigenschaften das Gestein selbst hervorruft. Die Basalte und Phonolithe sind nämlich vorzügliche Wärmeleiter und absorbieren durch ihre schwarze Farbe eine große Anzahl der wärmenden Sonnenstrahlen. Für die Pflanze hat aber nicht nur die ausgestrahlte, sondern auch die reflektierte Wärme eine große Bedeutung. Daß dieses Phänomen bei der Nachtkälte eine große Rolle spielt, wird niemand leugnen. Auch das Eindringen der Wärmestrahlen in das Gestein selbst wird von größerer Bedeutung sein und bleibt nicht ohne Einfluß auf die Wärmeperiodizität. Selbstverständlich ist das absolute Messen dieser Erscheinungen mit großen Schwierigkeiten verbunden. Wir haben also die Diathermansie des Substrates als den letzten Faktor angenommen, weil er von den früher erwähnten Bedingungen, welche die Unterlage und die Standortsverhältnisse mit sich tragen, abhängig ist [6]).

Die Erhaltung der Steppenflora, von einem solchen Charakter, wie wir mit demselben nur auf dem südrussischen Schwarzboden zusammentreffen, in Böhmen könnten wir also auch durch

[6]) Beck: Über die Umgrenzung der Pflanzenformationen. (Öst. bot. Zeitschr. LII. 1902). No. 11 (pa. 421—427).

das Faktum begründen, daß die offene Felsen- und Geröllunterlage die höchste Anzahl der Sonnenwärmestrahlen weiterläßt, was noch durch die vorzügliche Diathermansie des Substrates, durch die Lage dieser Formationen oberhalb großer Ebenen und Wasserflächen, durch die Neigungen der Böschungen selbst, welche manchmal mehr als 45° erreicht, durch die kleinen Wasserniederschläge und durch die hohe Jahrestemperatur erreicht wird. Durch diese Faktoren wird in Böhmen, wo man von einem exclusiv kontinentalen Klima nicht sprechen kann, obzwar dieses Königreich durch seine Lage in der Mitte Europa's schon zum Übergangsgebiete vom ozeanischen zum kontinentalen, osteuropäischen Klima gehört, dasjenige erreicht, was auf den südrussischen und ungarischen Steppen das Klima selbst erfordert. Die große Menge von $Si O_2$ (bis 50 %) in unseren eruptiven Gesteinen belehrt uns, daß von der Wirkung der chemischen Eigenschaften des Substrates keine Rede sein kann, daß hier als Kompensation die physikalischen Eigenschaften zur Geltung kommen, welche jedoch in jedem besonderen Falle durch die speziellen Bedingungen des Standortes gegeben sind.

✓

Le bois centripète dans les feuilles de *Conifères.*

Par

Ch. Bernard,
Docteur ès Sciences.

Avec 88 figures dans le texte et une planche en couleurs.

Tous les botanistes qui se sont occupés de l'anatomie des feuilles de *Conifères* ont été frappés de la présence, dans le parenchyme périfasciculaire de ces feuilles, de cellules spéciales, disposées de façon très variable dans le cylindre central, près du faisceau, et constituant un tissu bien défini, connu plus généralement jusqu'ici sous le nom de „Tissu de transfusion".

Au cours d'un travail dans une autre direction, Monsieur le Prof. Chodat, de Genève, examina les coupes que j'avais effectuées dans plusieurs feuilles de *Conifères*; il attira mon attention sur l'importance de ce tissu qui se retrouve chez tous les représentants de cet ordre, et il me conseilla de poursuivre mes recherches dans cette voie.

Partie générale.

Historique.

Les cellules en question pourraient être considérées, vu leur forme et leur situation, comme du „parenchyme trachéidal"; leurs parois sont assez épaisses, lignifiées, pourvues d'ornements variables, en spirales ou en réseaux, rappelant ceux des divers éléments vasculaires, et munies souvent de ponctuations aréolées (ou, suivant les auteurs, de formations analogues).

En 1847 déjà, Karsten (19)[1]) dit incidemment, dans un travail sur les *Palmiers*, que *Podocarpus* possède, autour du faisceau, des cellules épaissies et ponctuées (punktiert-verdickte Zellen). Dans son Lehrbuch der Pflanzenkunde, Hartig (18), com-

[1]) A la fin de ce travail le lecteur trouvera un Index bibliographique donnant le titre exact des ouvrages consultés. Dans le texte, un chiffre placé à coté d'un nom d'auteur, renvoie au numéro correspondant de l' Index.

me cela ressort de l'explication de ses planches, a constaté l'existence du tissu qui nous occupe.

Mais Frank (14) le premier, en 1864, s'en occupe un peu plus longuement, à l'occasion d'une étude des feuilles de *Taxus*. Il décrit ces cellules pourvues d'épaississements réticulés et de ponctuations aréolées, et considère ce tissu, qui n'a pas d'équivalent dans la tige, comme un passage des éléments prosenchymateux du bois aux cellules parenchymateuses du mésenchyme.

La même année, Thomas (45) cite chez *Podocarpus* un „Mitteldiachym" composé de cellules allongées de parenchyme transversal (quergestrecktes Parenchym), diffuses ou plus ou moins abondantes, plus ou moins épaissies, lignifiées ou non, et qui correspondent aux cellules étoilées du mésenchyme de *Sciadopitys*. Ces cellules, dit l'auteur, se retrouvent chez les *Cycas*. Il décrit plus loin un autre tissu, sous le nom de „cellules modifiées de parenchyme" (veränderte Parenchymzellen), et qui se rencontre chez *Podocarpus* des deux cotés du faisceau. Il signale la lignification, les épaississements spiralés et les ponctuations de ces cellules, mais sans y attacher autrement d'importance.

Ces deux tissus ayant souvent été confondus, il me paraissait intéressant de constater que Thomas les avait déjà distingués. Cet auteur décrit en outre chez les *Abiétinées*, autour du faisceau, des cellules munies de ponctuations aréolées plus petites que celles des éléments du bois.

Le traité de botanique de Sachs (37) dit en note, à propos de ce tissu, que les ponctuations pariétales ne sont en réalité pas des ponctuations aréolées, mais des plissements suivis de décollements locaux et simulant finalement des aréoles. Ce serait une formation analogue aux plissements du parenchyme chlorophyllien. Cette note, du reste, fut supprimée dans la 4me édition (1874). Van Tieghem (38), dans sa traduction du livre de Sachs, indique également la même origine des „soi-disant ponctuations aréolées" et ajoute en note que les cellules transversales de *Podocarpus* et de *Cycas* sont nommées „parenchyme transversal" par Thomas et „tissu de transfusion" par H. de Mohl.

Ce dernier auteur, en effet (29), rappelle que Frank avait décrit chez *Taxus* des cellules acquerrant au sommet de la feuille un développement considérable accompagné d'une réduction du bois, et persistant seules à l'extrémité. Ce tissu se développe le plus, dit H. v. Mohl, chez *Podocarpus* où, comme chez *Cycas*, les longues cellules traversent toute la feuille et aboutissent près de faisceau, d'une part au bois, d'autre part au liber. Ce „tissu de transfusion", comme il propose de l'appeler, ne se rencontre pas dans les tiges; on ne peut le retrouver non plus dans les pétioles de *Salisburya*. Il est lié à la fonction des feuilles, et son but évident est de porter les sucs dans la feuille, puis de les faire revenir au faisceau. Ce tissu semblait, d'après les observations de Frank, devoir être rapporté au faisceau. Mais,

puisqu'on le rencontre souvent sans relation avec le bois, de Mohl estime qu'il vaut mieux, avec Thomas, le considérer comme une modification du parenchyme foliaire. Cependant il ne tire pas un argument de l'opinion de Sachs qui affirmait ce tissu être un simple parenchyme plissé, cette opinion étant peut-être basée sur une erreur d'observation. L'auteur enfin, se base sur la présence du „tissu de transfusion" chez *Sciadopitys* pour affirmer que les organes assimilateurs de cette plante sont des feuilles, et non des cladodes.

Haberlandt (17), en 1874, ne s'arrête guère à ce tissu. Cependant, après s'être occupé des plissements cellulosiques du parenchyme assimilateur, il croit pouvoir repousser l'idée que le soi-disant tissu de transfusion serve au transport des sucs, puisque, dit-il, il est plus développé vers le sommet des feuilles. Par contre, en 1884 (16), dans son „Anatomie physiologique", il revient sur cette manière de voir, et, se basant sur l'opinion d'auteurs précédents, il émet l'idée que, pour remplacer les fibrilles absentes des feuilles de *Conifères*, le tissu de transfusion (Cordons trachéidaux de de Bary) s'attache au hadrome pour laisser couler l'eau régulièrement vers les cellules transpirantes. Il rappelle les travaux de Scheit qui établissent une relation entre le tissu de transfusion et la transpiration. Haberlandt, comme Scheit, pense que les épaississements spiralés ou réticulés n'ont qu'une fonction de résistance, et ne se rencontrent que si les cellules du tissu en question sont en contact direct avec les cellules assimilatrices; si, au contraire, elles sont entourées d'une gaine protectrice, comme chez *Pinus*, on rencontre uniquement des ponctuations aréolées.

Bertrand (3), en 1874, établit sur le tissu de transfusion (qu'il appelle „tissu réticulé" ou „tissu aréolé", selon les cas), des caractères systématiques pour distinguer les différents genres de *Conifères*. Il appelle par contre „tissu de transfusion" le tissu ponctué de *Podocarpus* („parenchyme transversal" des auteurs), séparé par une gaine parenchymateuse du tissu réticulé, avec lequel il faut se garder de le confondre. A propos de *Sciadopitys*, il attire l'attention sur le fait que le tissu aréolé, absent à la base de la feuille, est très développé au sommet. Comme on le voit, Bertrand, tout en distinguant les deux tissus, a rendu plus grande encore la regrettable confusion de termes établie par les auteurs. Il signale la présence du tissu réticulé ou aréolé chez la plupart des *Conifères*, mais ne semble pas lui attribuer une importance très grande, sinon comme pouvant fournir des caractères distinctifs de genres.

De Bary (1), en 1877, décrit les „cordons trachéidaux" (Tracheidensäume), tissu de transfusion de H. de Mohl. Il relève leurs vraies ponctuations aréolées et les épaississements spiralés ou réticulés, en „poutres" ou en „cônes" qui ont valu à ces cellules le nom de „cellules à poutres transversales" (Querbalkenzellen). La fonction de ces courtes „trachéides" dit-il, est de remplacer les ramifications fasciculaires absentes. Il signale

différents types de ces „cordons", mais relève le fait que généralement, ces cellules partent du bois, où elles sont plus longues et étroites, pour former deux ailes qui peuvent se recourber et se réunir autour du bois ou autour du liber, ou se diviser en deux lames qui se recourbent et forment une gaine complète autour du faisceau. Comme H. v. Mohl, il confond chez *Podocarpus* les „cordons trachéidaux" et le parenchyme transversal.

Zimmermann publie en 1880 un important mémoire sur cette question; tout en donnant une description très exacte du „tissu de transfusion", il revient à l'opinion erronée de Sachs, quand il dit que les soi-disant ponctuations aréolées des auteurs, ne sont que des plissements, suivis de décollements locaux des membranes, analogues à ceux du parenchyme assimilateur de *Pinus*.

Il explique: Ces plissements, pouvant coïncider avec une ponctuation simple, simulent alors un ponctuation aréolée, et il cite divers exemples à l'appui de son interprétation. Peut-être, dit-il, ce tissu a-t-il une fonction conductrice; peu probable, à vrai dire, vu son orientation et son fort développement apical. Malgré le doute qui plane sur la valeur physiologique de ces cellules, il propose de leur conserver éventuellement le nom de „tissu de transfusion". Mais il refuse en tout cas celui de „cordons trachéidaux" donné par de Bary, car il ne veut pas considérer comme „trachéides" des cellules qui n'ont pas de vraies ponctuations aréolées. Il insiste sur la distinction entre le tissu de transfusion et le parenchyme transversal. Ce dernier, dit-il, est composé de fibres, et sa fonction est toute mécanique. Il est du reste séparé du tissu de transfusion par une couche de parenchyme que de Mohl semble avoir dédaignée.

La même année, Lazarski (21), à propos de *Juniperus*, applique l'expression de „Querbalkenzellen" aux „Querbalkentracheen" de de Bary, car il est douteux, dit-il, que ce soient des trachées, leur forme devant faire repousser cette idée. Il les considère plutôt comme des formes de passage des trachéides aux cellules de parenchyme.

En 1883, Scheit (39) repousse l'expression de „tissu de transfusion", à cause des deux tissus auxquels elle a été appliquée et de la confusion qui en résulte; il préfère conserver le nom de „cordons trachéidaux", car les objections de Zimmermann et de Lazarski à cette manière de voir ne sont pas admissibles. L'auteur n'ignore pas que le terme de trachéides doit être appliqué aux éléments précis que Potonié (31) a baptisés „Hydroïdes". Mais le nom de trachéides est devenu d'un emploi si général qu'il ne prêtera pas à confusion, et il préfère le conserver, conformément à la définition de de Bary. Les ponctuations aréolées en effet, ne sont pas des apparences, mais de réelles ponctuations aréolées, avec membrane mince transversale et torus. Donc, les ponctuations et les réseaux (ou spirales) de ces cellules, leur contenu aqueux et leur nature d'éléments clos, tout les caractérise comme vraies trachéides dont la forme isodiamétrique seule est particulière.

Scheit relève ensuite les différents caractères du tissu: les cellules plus petites vers le bois, la calotte apicale, etc. La remarque de Zimmermann, qui s'appuyait sur la présence de deux ouvertures pour refuser leur véritable nature aux ponctuations aréolées, est renversée par Scheit qui a vu, chez des *Cupressinées*, ces deux ouvertures dans des cas où la ponctuation se présentait un peu obliquement à l'observateur. L'auteur décrit un grand nombre de types de cordons trachéidaux et appuie sur la distinction à faire chez *Podocarpus* entre les cordons très développés et le „parenchyme transversal", épaissi en fibres auxquelles il attribue aussi une fonction conductrice. Il décrit en détail *Ginkgo*, où il cite les éléments du cordon apparaissant dès le coussinet foliaire, puis se développant beaucoup et formant une calotte au-dessus du faisceau. Il prétend qu'une disposition très semblable à celle de *Ginkgo* se retrouve chez *Phyllocladus*. Il appuie ensuite sur la similitude de formations correspondantes chez les *Cycadées* et chez les *Gnétacées*, et, après avoir affirmé l'analogie des faisceaux d'*Adiantum* et de *Ginkgo*, il conclut que ces éléments passent aux terminaisons fasciculaires des *Angiospermes* par l'intermédiaire des *Casuarina*; les cordons trachéidaux, les calottes, les anastomoses et les séries trachéidales, ne seraient donc, d'après lui, que des analogies morphologiques, modifiées en vue d'adaptations individuelles à conduire l'eau. Il a pu remarquer que les facteurs extérieurs, ombre, humidité, etc., déterminent le nombre, la disposition, les caractères de ces éléments qui sont en relation directe avec la transpiration. Il insiste sur l'importance paléontologique de ces tissus: si on arrivait à les rencontrer en des coupes de fossiles, on pourrait, puisqu'ils sont en rapport avec le milieu ambiant, en tirer des conclusions sur la nature du climat, les conditions d'existence de la plante en question.

Mahlert (26) en 1885, distingue lui aussi le „tissu de transfusion" du „parenchyme transversal". Le premier, très développé chez *Podocarpus*, et s'étendant souvent très avant dans le limbe, a pu faire naître la confusion. Mais il manque chez quelques *Podocarpus* et doit être considéré comme l'analogue des cellules fibreuses étoilées du *Sciadopitys*.

En 1890, paraissent les très intéressantes observations de Daguillon (8, 9, 10). Se basant sur des données topographiques, il prétend d'origine péricyclique les assises de „sclérenchyme lignifié et à ponctuations aréolées" qui se trouvent autour du faisceau, puisqu'elles sont limitées d'une part par le faisceau, d'autre part par une assise que tout caractérise comme un endoderme. Ce tissu, plus abondant dans les feuilles définitives que dans les feuilles jeunes ou primordiales, a été recherché par l'auteur chez les *Abiétinées*, type trop modifié, comme nous le verrons plus loin, pour pouvoir renseigner l'observateur sur la valeur de ce tissu, dont la connaissance exige des coupes en séries dans différents groupes de *Conifères*.

En 1891, Van Tieghem (48, 49, 50) décrit, sous le nom de „pont vasculaire fenestré, le tissu de transfusion de H. v.

Mohl. L'origine de ce tissu, dit-il, est extraligneuse et péridesmique: sa fonction est de conduire dans la feuille la sève ascendante. Comme Daguillon, il en tire des caractères propres à délimiter les genres. Il distingue en outre chez *Podocarpus* les cellules longues et évidemment conductrices" du parenchyme transversal, possédant souvent des bandes spiralées qui les font ressembler beaucoup aux vaisseaux de l'aile péridesmique, dont l'endoderme vivant les sépare. Il propose de conserver à l'aile péridesmique, le nom de „tissu de transfusion et d'attribuer celui de „tissu d'irrigation", à la lame vasculaire corticale, qui physiologiquement continue le tissu de transfusion, puisque ces deux tissus, et l'endoderme qui les sépare, servent à transporter l'eau du bois au tissu palissadique des bords du limbe. L'auteur rappelle que Scheit refusait au „tissu d'irrigation" un rôle conducteur, et à propos de *Cephalotaxus*, il affirme que la lame vasculaire péridesmique de la feuille correspond au „tissu de transfusion" de la racine.

Je citerai encore, pour mémoire, quelques traités où le „tissu de transfusion" est cité, sans que les auteurs aient insisté beaucoup à son sujet, et où les opinions de l'un ou de l'autre des auteurs dont j'ai parlé sont brièvement rapportées.

C'est ainsi que Engler et Prantl (12) signalent les „cordons trachéidaux" terminés en calotte, et correspondant physiologiquement aux ramifications fasciculaires. C'est ainsi que Nobre (30) décrit ce tissu chez *Podocarpus*, que Strasburger (43, 44) cite les „cordons trachéidaux" sans s'y arrêter longuement, et enfin que Van Tieghem (51), dans son traité, rappelle les lames vasculaires, destinées évidemment à remplacer les nervilles absentes, et situées dans le péricycle, séparées par l'endoderme du parenchyme vert. Etc., etc.

Je veux citer encore l'opinion de Lignier (23), qui, en 1892, à propos de *Cycas*, dit que des files ligneuses transversales s'attachent de chaque côté de la nervure principale sur le tissu de transfusion, lequel est en relation avec le bois centripète. Entre les cellules du tissu de transfusion et les files ligneuses, la transition est insensible, elles sont la continuation les unes des autres. Cette disposition ne serait autre chose, d'après l'auteur, qu'une réduction accentuée de la nervation réduite rencontrée chez *Stangeria*; d'autre part la nature taenioptéride de la nervation de *Stangeria* ayant été démontrée par Lignier, il en conclut que *Cycas* (et surtout *C. circinnalis*) possède une nervation rappelant celle des *Fougères*, et paraissant n'être que la continuation du tissu de transfusion. Lignier (24) confirme cette opinion dans un autre travail sur la nervation dichotomique des *Cycadées*. D'après cela, l'auteur peut dire que le tissu de transfusion des *Gymnospermes* serait la trace d'une nervation latérale ayant existé chez leurs ancêtres. Quant aux modifications de ce tissu chez les différents types, elles seraient en rapport avec la plus ou moins grande modification phylétique des genres, ou avec leurs particularités fonctionnelles.

Avant d'arriver aux mémoires de Worsdell, qui sont les plus importants travaux sur ce sujet, et auxquels je m'arrêterai un peu plus longuement, je veux rappeler encore que des formations ont été comparées ou homologuées au tissu de transfusion, quoique rencontrées souvent dans des tissus végétaux très divers. Je n'insiste pas sur les „cellules de passage“ du péricycle de diverses racines (par exemple d'*Iris*), cellules qui ne méritent pas plus que le „parenchyme transversal“ de *Podocarpus*, d'être comparées au „tissu de transfusion“.

Boodle et Worsdell (4), en 1894, ayant rappelé que Loew (25) et Lecomte (22) avaient attiré l'attention des botanistes sur ces éléments, décrivent chez *Casuarina* des cellules épaisses, non réticulées, à ponctuations simples, et constituant un tissu de transfusion qui réunit obliquement le xylème du faisceau au tissu palissadique. Ces éléments, disent les auteurs, apparaissent clairement comme une modification du parenchyme de l'écorce. Loew les considérait comme des ramifications du faisceau. Mais ce ne serait, à cause des ponctuations simples, qu'une transformation récente du parenchyme secondaire, en vue d'une fonction déterminée, et cette origine est donc toute différente de celle du vrai „tissu de transfusion“ bien connu des *Gymnospermes*. Les auteurs ajoutent qu'ils ont rencontré un vrai tissu de transfusion réticulé et aréolé dans un jeune tronc d'*Ephedra*.

Rothert (36) décrit en 1899, dans la moelle de *Cephalo-taxus*, des cellules aréolées de parenchyme trachéidal fonctionnant comme réservoir. Il rappelle qu'on en a reconnu aussi chez *Impatiens*.

Van Tieghem (47), en 1887, étudie le métaxylème de la racine: ce n'est autre chose, dit-il, qu'un second bois primaire à opposer au protoxylème ou premier bois primaire. Certains végétaux, ne produisant que le protoxylème seront dits „monoxylés“, ceux qui ont également le métaxylème seront „diploxylés“. (Je cite cette opinion pour bien préciser que les végétaux tels que les *Cycadées*, qui ont à la fois du bois centripète et du bois centrifuge, seront aussi appelés „diploxylés“, mais au sens paléobotanique du mot et non au sens que lui a attribué M. Van Tieghem.)

Comme je l'ai dit plus haut, le même auteur (50) affirme, en 1891, que la lame vasculaire péridesmique (tissu de transfusion) des feuilles de *Cephalotaxus* correspond au tissu de transfusion de la racine. Là en effet, dit-il, les cellules du rayon conjonctif se différencient en éléments vasculaires qui ne sont pas du bois primaire, mais du métaxylème: or celui-ci, on le sait aujourd'hui, doit prendre place dans la catégorie plus vaste des vaisseaux extraligneux. Chez ces racines, ils se forment dans le péricycle même, ou à sa limite, dans les rayons conjonctifs. Ils ont partout la même nature et le même rôle que les cellules des ailes vasculaires qui se constituent à partir du bois du faisceau libéroligneux dans les flancs du péridesme des feuilles.

Tous les exemples, cités par Van Tieghem et d'autres, de vaisseaux extraligneux, n' intéressent pas directement mon sujet.

Car, à mon avis, des cellules, isolées ou en groupes, présentant les caractères que nous sommes habitués à rencontrer chez les éléments du bois ne signifient pas grand'chose. Personne en effet n'aura l'idée de considérer comme éléments ligneux les cellules réticulées du péricycle d'*Iris*, personne n'aura l'idée d'homologuer à du bois les éléments réticulés ou spiralés du velum des racines aériennes des *Orchidées*, ou tout autres qui fonctionnent comme cellules de passage ou comme cellules-réservoirs.

Je me hâte d'ajouter que Van Tieghem n'homologue pas ses éléments extraligneux à ceux du bois; mais je tenais à séparer dès le début le „tissu de transfusion" du grand groupe où Van Tieghem l'a placé sans tenir compte de son origine. Les analogies relevées dans les sculptures pariétales ne prouvent rien quant à l'homologie des tissus. J'ose à peine reproduire ici cet aphorisme devenu banal à force d'être répété et à force d'être vrai: que la fonction fait l'organe; que la situation d'une cellule vis-à-vis de l'ensemble lui attribuera telle fonction et tels caractères, et que des cellules que rien ne paraît devoir apparenter deviendront très semblables à cause de leurs fonctions identiques.

Cela du reste n'enlève rien à l'importance des vaisseaux extraligneux de Van Tieghem. Cela m'entraînerait trop loin de résumer ici le travail qu'il a publié en 1891 à ce sujet (52). Bien des auteurs ont discuté de semblables formations, notamment ceux qui se sont occupés des anomalies de la tige. Je rappelle que Chodat (7) entre autres, a insisté, au Congrès de Gênes et en d'autres circonstances, sur ces questions de différenciation des tissus et j'y renvoie le lecteur, car cela me ferait sortir de mon sujet de m'y arrêter plus longuement.

J' ajouterai que plusieurs auteurs, Wettstein (54), Berthold (2) et d'autres ont, à la suite de Bertrand, Daguillon, Van Tieghem, cherché des caractères systématiques dans l'anatomie des feuilles de *Conifères*, sans s'arrêter plus spécialement aux détails du „tissu de transfusion".

J' arrive maintenant au mémoire de Worsdell (56) qui est certainement le travail le plus important sur le „tissu de transfusion". L'auteur, après avoir constaté que ce tissu est général chez les *Conifères*, rappelle qu' on a cité sa présence chez les *Cycadées* et les *Gnétacées*, et qu'il se retrouve ici et là, plus ou moins modifié, chez les *Angiospermes*. Pour compenser, dit-il, le manque d'éléments conducteurs, la plante a eu recours au développement des trachéides spéciales du tissu de transfusion. Il faut distinguer ce tissu du „tissu de transfusion accessoire" des *Cycas* et *Podocarpus*, lequel est une pure modification du mésophylle, et n'est qu'en relation fonctionnelle avec le „tissu de transfusion normal". Puis il décrit la structure mésarche des *Cycadées* par opposition à la structure endarche des *Angiospermes* (il nomme „endarches" les faisceaux qui n'ont que du bois centrifuge et par conséquent un protoxylème interne par rapport au xylème, et vis-à-vis du centre de latige, et il rappelle que le nom

de „faisceaux mésarches“, adopté par les paléobotanistes, a été attribué par Solms aux faisceaux qui, ayant bois centrifuge et bois centripète, ont donc leur protoxylème au milieu du xylème).

L'auteur poursuit: Les *Cycadées* possèdent un tissu de transfusion typique sur les côtés du faisceau, en connexion avec le bois centripète, et raccordé à lui par de petits éléments. Contre ce tissu s'applique le tissu de transfusion anormal, qui court à travers le limbe et que Lignier a considéré comme un reste de la nervation dichotomique de *Stangeria*; mais, dit Worsdell, si l'on peut prouver que le tissu de transfusion normal n'est pas un résidu, comme Lignier le suppose, mais une formation indépendante, ce sera une démonstration aussi que le tissu de transfusion anormal de *Cycas* est une formation indépendante. Car on ne comprendrait pas une intercalation de tissu de transfusion normal entre la nervure médiane et le „résidu fasciculaire“. L'auteur estime que le „tissu de transfusion accessoire“, comme il propose de le nommer, est une formation acquise bientôt après la perte des veines latérales, et qu'il peut y avoir beaucoup de vrai dans l'opinion de Zimmermann, qui leur attribue la même fonction mécanique qu'aux nervures latérales. Les *Cycas* seuls, parmi les *Cycadées*, possèdent du tissu de transfusion accessoire; les autres *Cycadées* ont du tissu de transfusion normal, mais à éléments indistincts et que Vetters (53) refusait de regarder comme les équivalents du tissu de transfusion des *Cycas*.

Worsdell décrit ensuite *Ginkgo*, dans les cotylédons duquel il a reconnu un bois centripète bien développé et un bois centrifuge peu abondant, constituant ensemble un faisceau mésarche très caractérisé; à l'extérieur se montrait en outre un tissu de transfusion typique, réticulé, avec transitions aux éléments du bois. Dans le pétiole de la feuille, le bois centrifuge était très développé et le centripète réduit à quelques éléments; le tissu de transfusion était absent. Dans le limbe les deux bois sont bien développés et sont accompagnés de tissu de transfusion réticulé (Je veux dire dès maintenant que mes remarques sur *Ginkgo* ne correspondent pas à celles de Worsdell; je les discuterai ci-après).

Chez *Cephalotaxus* et *Taxus* l'auteur cite un tissu de transfusion bien développé, avec passage des éléments plus grands, isodiamétriques de la périphérie aux éléments étroits et allongés près du protoxylème. En outre, à la face ventrale de ce dernier se trouvent des cellules plus ou moins nombreuses de xylème centripète.

Chez *Podocarpus chilina*, il décrit le tissu de transfusion normal très développé, à larges cellules ponctuées, et séparé par une couche parenchymateuse du tissu de transfusion accessoire, très semblable à celui de *Cycas*, mais avec ponctuations simples en fentes, et avec davantage une apparence de stéréides que de trachéides. Ces éléments, analogues peut-être aux trachéides correspondantes de *Cycas*, n'en auraient conservé que la fonction mécanique.

Ce tissu est absent chez certains *Podocarpus*. Chez *P. alpina*, on trouve, ici et là dans le mésophylle, des stéréides qui seraient une relique, un dernier vestige du tissu de transfusion accessoire. *P. totara* au contraire, qui n'en a pas trace, représenterait une dernière limite de cette réduction. Il n'y a rien, dit Worsdell, qui puisse être interprété chez *Podocarpus* comme xylème centripète. Chez les *Araucaria*, notamment *A. imbricata*, l'auteur a constaté un tissu de transfusion bien développé et du xylème centripète à la face ventrale du protoxylème. Chez *Dammara*, les éléments du xylème centripète sont en relation avec le côté ventral du protoxylème, et très différents des cellules du tissu de transfusion situé aux côtés du xylème.

Chez *Sequoia gigantea*, le tissu de transfusion était très développé: une de ses trachéides les plus internes, plus petite que les autres et située près du protoxylème, était ce qui pouvait le plus être considéré comme xylème centripète. *Widdringtonia*, comme *Podocarpus*, a un tissu de transfusion bien développé, et pas trace de xylème centripète. Chez *Libocedrus*, *Juniperus*, les *Abiétinées*, il cite les variations du tissu de transfusion, variations intéressantes, dit-il, pour montrer les modifications graduelles qui ont pris place dans un organe plus récent. Chez *Pinus pinaster*, il considère comme xylème centripète des éléments situés près du protoxylème et à ponctuations aréolées plus ou moins obturées. Il a pu observer le xylème centripète chez *Cunninghamia*, *Saxegothaea*, *Torreya*.

Et il conclut que le tissu de transfusion est distinctement une extension du xylème centripète vers les côtés. Cette extension, reconnue utile à la plante, se conserve chez les *Conifères*, le xylème centripète disparaissant comme tel. L'auteur insiste sur le fait que les trachéides de transfusion peuvent avoir été développées tout à fait indépendamment du xylème centripète et être devenues directement en continuité avec la région latérale de celui-ci, parce que cette région du xylème centripète est la plus favorable pour attacher ce tissu. Une semblable origine est même appuyée par l'exemple de *Casuarina*, où le tissu de transfusion est absolument indépendant d'un bois centripète. Mais cette constatation n'empêche pas le tissu de transfusion des *Gymnospermes* de n'être rien autre chose qu'une extension directe du xylème centripète, affirmation soutenue par la présence d'éléments de transition entre le xylème centripète et le tissu de transfusion, et par d'autres observations encore: le fait qu'il est très développé chez les cotylédons, de *Ginkgo*, par exemple; le fait que chez les cotylédons le tissu de transfusion s'étend toujours directement à la face ventrale du protoxylème.

Donc, en résumé, le tissu de transfusion normal, est morphologiquement une portion du faisceau. Ce n'est ni un tissu né dans le parenchyme, ni un résidu de veines latérales. Il est dérivé du xylème centripète, tissu si important chez les ancêtres fossiles des *Conifères*. Ce „dérivé“ apparaît dès les *Cycadées* où il accompagne le bois centripète; mais, tandis que ce dernier, organe

inutile remplacé par le centrifuge, régresse chez de *Conifères* où il n'apparaît plus que comme traces, le tissu de transfusion dérivé, organe devenu nécessaire à cause de sa fonction déterminée, persiste. Chez les *Cycas* l'origine du tissu de transfusion sera encore perceptible; elle devient presque insaisissable chez les *Conifères* à cause de la forte réduction du centripète, et parce que, le centrifuge étant très développé, la nature mésarche du faisceau est peu apparente.

Dans un autre travail sur cette question, Worsdell (57) maintient ses idées; il rappelle que l'origine péricyclique, affirmée par Van Tieghem, peut être tout à fait correcte au point de vue ontogénique, mais qu'elle est erronée phylogéniquement, car les éléments en question ont leur origine dans le faisceau, non pas comme les auteurs précédents l'ont cru, mais dans le bois centripète. C'est, dit l'auteur, un développement successif, non limité, centripète, des trachéides du xylème centripète, développement qui a abouti chez les plantes actuelles au tissu de transfusion typique.

Je rappellerai aussi que Seward et Gowan (41) ont cité, à propos de *Ginkgo*, l'opinion de Worsdell et ont décrit un xylème centripète réduit à 1—2 éléments, et accompagné souvent, sur les côtés du faisceau, de 1—2 larges trachéides de transfusion. Les éléments centripètes et les trachéides de transfusion peuvent se rencontrer dans le pétiole ou y faire défaut.

Je devrais parler ici des travaux sur le bois centripète et la diploxylie des fossiles et des *Cycadées*; mais, outre que cela allongerait beaucoup mon travail, ce serait inutile, chacun étant au courant de ces importantes recherches. Je me bornerai à renvoyer le lecteur aux différents mémoires et aux traités qui s'occupent de cette question; il trouvera chez de Mohl (28), Brongniart (5), Mettenius (27), Kraus (20), Vetters (53), Prantl (11), Solms (42), Scott (40), Potonié (32, 33), etc., les renseignements suffisants, et exposés mieux que je ne saurais le faire.

Je veux dire dès maintenant que mes observations confirment, dans les grandes lignes, les résultats obtenus pas Worsdell, et que mes conclusions coïncident très sensiblement avec les siennes. Cependant j'ai jugé utile de publier de nouvelles recherches sur cette question; d'abord à cause de l'importance du bois centripète dans la série des végétaux, ensuite parce que sur certains points, et dans certains détails d'interprétation, mon avis diffère de celui de Worsdell, puis parce que, depuis 1897, l'attention des botanistes n'a pas été attirée sur ce sujet et qu'aucun, à ma connaissance, sauf Seward et Gowan, n'a relevé l'opinion de Worsdell,[1]) enfin parce que j'ai étudié quelques types que le sa-

---

[1]) En 1902, dans le New Phytologist, vol. I, p. 83, Edith Chick, d'accord avec Worsdell, cite, chez *Torreya myristica*, du bois centripète et du tissu de transfusion dans les cotylédons. Elle n'a rencontré que de rares éléments de transfusion dans les écailles de l'épicotyle, et un fort tissu de transfusion sur les flancs des faisceaux des feuilles. Dans ces dernières et dans les écailles de l'épicotyle, il n'y avait pas trace de xylème centripète.

vant anglais a laissés de côté et qui me paraissent importants pour illustrer mes conclusions.

Méthodes.

J'ai fait des coupes dans les feuilles d'un très grand nombre de *Conifères*. J'utilisai autant que possible du matériel frais, et je suis heureux à ce propos d'exprimer à M. Barbey, de Chambésy, près Genève, mes remercîments pour l'amabilité avec laquelle il m'a autorisé à profiter des trésors de son magnifique arboretum. Mais j'ai utilisé aussi une grande quantité de plantes d'herbier, ceci à Leiden surtout. J'ai pu me rendre compte que le matériel sec donne d'excellents résultats. Si cette méthode a des effets déplorables au point de vue des rasoirs, j'ai pu cependant m'assurer qu'il est préférable de couper directement le matériel sec et dur plutôt que de faire bouillir les feuilles dans divers liquides ou de les y laisser macérer. Les feuilles, il est vrai, sont souvent flétries ou trop pressées. Mais, les coupes étant faites, un séjour de quelques minutes dans l'eau de javelle suffira pour leur rendre la forme et l'apparence de coupes de feuilles fraîches.

L'eau de javelle a encore l'avantage de dissoudre le contenu plasmique des cellules. Si, comme cela arrive parfois, certains éléments sont gorgés de grains d'amidon qui peuvent gêner l'observation, un séjour des coupes de quelques secondes dans une solution de KOH à 5 % aura raison de cet inconvénient. Il sera peut-être bon, dans certains cas, de placer les coupes dans l'éther pour faire disparaître les produits de sécrétion. Il est évident, et j'aurai à insister sur ce point, qu'il faut, pour élucider certains détails, examiner des feuilles de divers âges et de diverses grandeurs, des coupes transversales en séries aussi bien que des coupes longitudinales. A vrai dire, le plus souvent, les feuilles définitives suffisent à étudier le tissu en question, et les coupes transversales effectuées vers le sommet des feuilles peuvent faire comprendre la plupart des détails. Toutefois le contrôle sera toujours utile.

On m'objectera qu'il est désavantageux de dissoudre le contenu des cellules, lesquelles peuvent être caractérisées non seulement par les épaississements de leurs membranes, mais encore par les grains de chlorophylle, la présence ou l'absence de contenu albuminoïde ou amylacé. J'en conviens; mais j'ajoute que je me suis servi d'un réactif qui permet, par le seul examen des colorations des membranes et de leurs épaississements de caractériser tous les tissus. J'ai du reste généralement contrôlé les renseignements tirés des coupes traitées à l'eau de javelle, en observant aussi des coupes non décolorées. Le „Réactif genevois" a été établi par M. le Prof. Chodat (6), de Genève, et il est d'un usage courant dans son Institut. Son maniement facile, la rapidité de son action et les résultats qu'il donne en font un réactif si avantageux que je ne juge pas superflu de m'y arrêter un peu, d'autant plus que les „Archives", où il a été publié, ne sont

pas entre toutes les mains. Chodat a indiqué sa préparation comme suit: d'une part 3 gr. de chrysoïdine sont dissouts dans un peu d'alcool; 30 gr. de rouge-congo sont dissouts d'autre part dans un litre d'eau distillée, additionnée d'un peu d'ammoniaque. Il suffira de filtrer après avoir mélangé les deux solutions. Les coupes, décolorées par l'eau de javelle, sont lavées soigneusement à l'eau, puis placées quelques secondes dans une goutte de réactif genevois non dilué, puis lavées à l'alcool, à l'eau, et montées dans la gélatine-glycérinée, où les couleurs sont conservées même après un temps très long. Telle est la méthode qui m'a donné les meilleurs résultats pour mes feuilles de *Conifères*. Il est bien certain qu'elle pourra varier selon les cas, selon le tissu qu'il s'agit d'étudier plus spécialement: on pourra laisser séjourner les coupes plus longtemps dans le réactif; celui-ci pourra être plus ou moins dilué. Le lavage des coupes pourra varier lui aussi. Ces détails devront être déterminés dans chaque cas particulier. Le plus souvent les résultats obtenus sont ceux indiqués par Chodat: les membranes constituées de cellulose pure, soumises par conséquent plus directement à l'action du rouge-congo, prendront toutes les teintes entre le rose-pâle par exemple des tissus assimilateurs et le rouge-vif des éléments criblés du phloème. Les cellules du bois prendront une teinte jaune-paille bien caractéristique; les cellules du suber conserveront ou accentueront la couleur jaune-brunâtre qu'elles ont dans les coupes non traitées par le réactif; la cuticule et toutes les régions cutinisées prendront des teintes d'un jaune-d'or très vif variant jusqu'à l'orangé. Quant aux éléments sclérifiés, leur coloration variera passablement selon le degré et la nature de leur lignification: j'ai pu constater que les hypodermes scléreux de mes *Conifères* étaient souvent à peine jaunâtres, presque incolores: les fibres avaient pris tous les tons, du jaune le plus pâle au jaune le plus vif, même plus ou moins orangé.

Je n'ai pas besoin d'insister davantage sur ce réactif pour faire comprendre son utilité, et les services qu'il peut rendre dans la différenciation des tissus. De même, dans l'étude des stomates par exemple, il mettra en évidence les parties les plus minimes restées cellulosiques, et les plus faibles traces de cutinisation[1]. Si j'appuie autant, c'est que j'ai cru constater dans les différents travaux analysés ci-dessus, des erreurs qu'un réactif approprié aurait rendues impossibles.

Toutes les figures de ce travail ont été exécutées au moyen de la chambre claire d'Abbé; du moins le contour des cellules. Je dois dire que j'ai forcément dû parfois les schématiser un peu; ne pouvant pas figurer les différentes couleurs qui faisaient clairement apparaître à mes yeux les divers tissus, j'ai dû adopter ici et là un système conventionnel qui permettrait de les distinguer au premier coup d'oeil sur le dessin. Dans les dessins à

---

[1]) J'ai indiqué ci-après, dans une planche, quelques résultats obtenus par l'emploi du Réactif genevois.

petite échelle, j'ai schématisé un peu plus fortement; des hachures ou des points y figureront les éléments spiralés, réticulés ou aréolés. J'ai adopté d'autre part, pour représenter le liber, une convention qui ne correspond pas absolument à la réalité, le liber n'ayant pas toujours des cellules épaissies: il apparaissait en rouge vif dans mes préparations; cela du reste ne concerne en rien le tissu que j'étudie plus spécialement. Je n'insiste pas davantage, les lettres que j'indique sur les dessins ne laisseront au lecteur aucune hésitation.

Comme je l'ai dit, j'ai fait des coupes dans la plupart des genres de *Conifères* et de *Cycadées*, et dans un très grand nombre d'espèces. Je n'ai pas l'intention de donner ici une description de tous ces types. Ce serait d'ailleurs fastidieux, puisque les mêmes caractères se retrouveraient dans un grand nombre d'espèces du même genre, et que souvent, des genres différents n'ont entre eux que des différences à peine appréciables. En outre, de certains types que j'ai étudiés, je ne dirai que quelques mots ici, me réservant de les décrire plus longuement d'autre part et de les discuter. Il en est ainsi pour les *Abies* et les *Pinus*, types très anormaux qui méritent une étude spéciale. De même *Podocarpus*, dont je parlerai cependant, sera repris en temps et lieu et comparé avec les *Cycas*, avec qui il offre plusieurs points de ressemblance. Je bornerai donc cette note à la description détaillée de quelques espèces des genres suivants: *Ginkgo*, *Saxegothaea*, *Phyllocladus*, *Torreya*, *Tumion*, *Agathis*, *Sciadopitys*, *Cunninghamia*. J'ajouterai deux mots encore sur certains *Podocarpus*, *Fitzroya*, *Araucaria*, *Cryptomeria* et quelques *Cycadées*.

Résultats.

Je veux d'abord donner ici les résultats obtenus et discuter ceux des auteurs précédents. J'ai dit plus haut que mes conclusions concordent dans leur ensemble avec celles de Worsdell. C'est assez affirmer que je ne me rattache pas aux idées de ceux qui ont considéré le „tissu de transfusion“ comme une particularité anatomique sans grande importance, ou comme le résultat seulement d'une nécessité physiologique. Je ne serai pas d'accord non plus avec Scheit qui veut voir dans ce tissu l'analogue des terminaisons fasciculaires des *Angiospermes*; pas davantage avec Lignier qui lui accorde une origine fasciculaire aussi, mais à un autre point de vue, puisqu'il le considère comme le résidu d'une ramification dichotomique ancestrale.

Je ne dirai pas comme certains auteurs: „Pour remplacer les nervilles absentes, la plante a recouru à une différenciation de ses cellules parenchymateuses dont elle a fait des cellules conductrices“. Je dirai plutôt: „La plante a utilisé, en le modifiant, un tissu, très spécial quant à ses caractères et à son origine, et elle l'a modifié plus ou moins, peut-être pour l'adapter au remplacement des nervilles“.

J'irai cependant plus loin que M. Worsdell. Cet auteur persiste à faire une distinction entre le „tissu de transfusion“ et le „xylème centripète“. Je ne comprends pas très bien sur quoi il se base pour les distinguer. Il affirme que le „tissu de transfusion“ est une expansion latérale du „xylème centripète“: ce dernier, ayant disparu, puisqu'il était devenu un organe inutile remplacé par le xylème centrifuge, le „tissu de transfusion“ finit par persister seul, comme organe nécessaire. A mon avis, il n'y a pas lieu de séparer ces deux tissus. La situation latérale du „tissu de transfusion“ a poussé Worsdell à refuser l'homologie aux deux tissus. Il considère comme vrai bois centripète, uniquement les cellules placées à la face ventrale du protoxylème. Ces éléments, de plus en plus rares, finissent par disparaître des types les plus modifiés.

Pour moi, et j'aurai à insister là-dessus dans la description détaillée des types, le „tissu de transfusion“ n'est pas autre chose que du „bois centripète“. Le „tissu de transfusion“ se trouvait à l'origine directement contre la face ventrale du protoxylème (Worsdell l'affirme quand il décrit les cotylédons). Mais, par suite de l'aplatissement des feuilles et de l'accroissement du bois centrifuge, il a été refoulé sur les côtés et finalement séparé en deux ailes latérales, laissant parfois à la face ventrale du protoxylème quelques éléments que j'ai pu constater et que Worsdell a considérés comme représentant seuls le xylème centripète, le „tissu de transfusion“ n'en étant qu'une extension latérale. Il a même pris, je crois, chez *Ginkgo*, des fibres pour du xylème centripète, par suite, sans doute d'une mauvaise coloration. A l'appui de mon interprétation, j'ai pu, dans plusieurs cas, reconnaître une diposition plus ou moins nette en arc de cercle, du „tissu de transfusion“ à la face ventrale du faisceau, contre le protoxylème. J'aurai à signaler ce point à plusieurs reprises dans la suite. Je propose donc de ne plus faire la distinction que fait Worsdell entre „xylème centripète“ et „tissu de transfusion“, et d'attribuer tout simplement la dénomination de „bois centripète“, au „tissu de transfusion“ des auteurs.

L'expression „tissu de transfusion“ doit être abandonnée complètement à cause des confusions auxquelles elle a donné lieu. J'ai dit plus haut que les auteurs avaient souvent confondu le „tissu de transfusion“ et le „parenchyme transversal“ de *Podocarpus* et qu'ils avaient en outre appliqué tantôt à l'un tantôt à l'autre de ces deux tissus le nom de „tissu de transfusion“. En parcourant la bibliographie, il est donc difficile souvent de savoir à quoi se rapporte cette expression. De plus, si, chez certains *Cycas* et quelques *Podocarpus*, le „parenchyme transversal“ a bien certainement, outre la fonction de soutien, une fonction conductrice, chez les autres *Cycadées* (où ce tissu existe malgré l'opinion de Worsdell) et chez la plupart des *Podocarpus*, ces cellules transversales épaissies n'ont d'autre but qu'une fonction de soutien. Zimmermann même, ne leur attribue, dans tous les cas, que cette fonction. La fonction de

conduction n'étant pas générale, l'expression „tissu de transfusion" ne saurait être maintenue, non plus que celle, proposée par Van Tieghem, de „tissu d'irrigation". En outre si, dans quelques cas assez rares où ces cellules ne sont pas lignifiées, la dénomination de „parenchyme transversal" peut convenir, le plus souvent elle ne saurait être appliquée.

Je rappelle que Potonié (31), en 1883, ayant établi que les „hydroïdes" et les „stéréides" sont des éléments proches parents, propose le nom de „Hydrostéréides" (constituant les tissus dits „Hydrostéréomes") pour les cellules remplissant les deux fonctions. Or les éléments en question, comme Scheit déjà l'avait affirmé, ont souvent cette double nature de fibres et de cellules conductrices: je propose donc de les appeler „Hydrostéréides" et d'appliquer au tissu qu'elles constituent chez les *Cycadées* et chez *Podocarpus* la dénomination d'„Hydrostéréome transversal". Cette expression ne doit pas être refusée non plus aux cas où l'on ne rencontre qu'un simple parenchyme transversal. En effet, la lignification et l'épaississement des membranes ne me paraissent être qu'un état définitif de développement et j'ai pu me convaincre que des feuilles étroites ou jeunes de *Podocarpus macrophylla*, *neriifolia*, etc., ne possèdent qu'un tissu transversal parenchymateux, tandis que des feuilles plus larges ou plus âgées des mêmes espèces contenaient un hydrostéréome très caractérisé. D'autre part, chez *P. totara*, que Worsdell affirme dépourvu de „tissu de transfusion accessoire", j'ai pu reconnaître un hydrostéréome bien net. Puisque ce tissu est en relation avec le développement, avec l'âge de la feuille, il perd évidemment beaucoup de son importance.

Le bois centripète n'est pas ainsi dépendant de la grandeur des feuilles: il est aussi développé chez les petites que chez les grandes. Un autre point prouve que l'hydrostéréome est sans rapport avec le bois centripète et ne dépend que du rôle physiologique qu'il remplit comme tissu de soutien: c'est que dans certains *Podocarpus* dont la section est arrondie, ou aplatie non plus dans un sens dorso-ventral mais latéralement, l'hydrostéréome ne sera plus transversal mais s'étendra dans le sens du plus grand diamètre de la coupe, c'est-à-dire dorso-ventralement, du bois vers la marge (ainsi pour *P. dacrydioides*, *P. cupressina*, etc.). En outre, les *Podocarpus* à larges feuilles n'ont pas tous un hydrostéréome transversal. C'est ainsi en effet que chez *P. elongata*, où le bois centripète s'étend très loin dans le mésophylle et remplit par lui-même le rôle de soutien, l'hydrostéréome, devenu inutile ne se développe pas.

Quant aux éléments du bois centripète, ce sont bien évidemment des trachéides, ou, au sens de Potonié, des hydroïdes très caractérisées.

Et, avec Scheit, je pense que Zimmermann a eu tort de refuser cette qualité à ces cellules. Il est vrai que Zimmermann, à la suite de Sachs, considérait les formations pariétales non comme de vraies ponctuations aréolées, mais comme des

plissements membraneux de cellules plus ou moins lignifiées. Scheit a relevé déjà cette erreur de Zimmermann, et je pense aussi que, si les coupes sont minces et traitées par un réactif convenable, la vraie nature des ponctuations aréolées, leur mince membrane cellulosique transversale et leur torus, ne peuvent échapper à l'observateur. J'insiste en tous cas, avec plusieurs auteurs, sur la distinction des deux tissus, séparés généralement l'un de l'autre par une gaine de parenchyme, détail qui avait échappé à H. de Mohl et c'est pour l'exprimer en termes clairs, ne permettant aucune ambiguïté, qu'il convient d'adopter des dénominations très définies pour chacun d'eux.

Je crois avoir déjà constaté que Daguillon n'a pas recherché les origines des „cellules aréolées péricycliques". Il les a signalées seulement, sans faire de coupes en séries qui l'auraient renseigné, et sans sortir des types trop anormaux des *Abiétinées*. Ce n'est pas non plus à bon droit que l'on considérerait, à la suite de Van Tieghem, les „ailes péridesmiques" comme participant à la grande catégorie des vaisseaux extraligneux, puisque les éléments primaires et les éléments centripètes appartiennent au système ligneux, au même titre que les cellules du bois secondaire. Les initiales d'un tissu ont en effet plus d'importance pour caractériser un tissu que la forme des cellules — forme souvent modifiée pour des raisons physiologiques, — ou que leur situation qui peut être un caractère acquis dans le cours du développement ontogénique. Par contre, je rattacherai volontiers aux vaisseaux extraligneux le tissu de transfusion des *Casuarina* ou l'hydrostéréome de certains *Podocarpus* et des *Cycadées*, ces tissus n'étant en aucune manière en relation avec le xylème.

A ce propos, il n'est pas inutile de rappeler encore une différenciation trachéidale des cellules de parenchyme: les séries supérieure et inférieure des rayons médullaires de *Pinus*.

Worsdell affirme que, pour remplacer les nervilles absentes la plante a eu recours à une extension du „xylème centripète", extension constituée par les trachéides spéciales du „tissu de transfusion". Je reconnais très volontiers au bois centripète (xylème centripète + tissu de transfusion de Worsdell) une fonction conductrice; mais je suppose plutôt que la plante, au lieu de développer un tissu spécial, tandis que le xylème centripète finirait par disparaître, a modifié et développé directement son bois centripète en vue de cette fonction nécessaire. J' avoue que les deux opinions, en somme, sont identiques, et que la manière de les exprimer seule diffère. J' homologue donc absolument le „tissu de transfusion" des auteurs au bois centripète, et je ne le considère pas comme un tissu nouveau ayant son origine dans le xylème centripète.

Comme le bois centripète s'est modifié, de même se sont modifiées, pour concourir au même but de conduction et en outre de soutien, les cellules du mésophylle de *Podocarpus*, fournissant ainsi l'hydrostéréome transversal. Par suite de fonctions identiques, les cellules peuvent prendre des apparences semblables, et ainsi sont expliquées de fâcheuses confusions, fréquentes surtout

chez les *Cycadées*, ainsi que je le montrerai plus loin. Quant à Worsdell, j'ai déjà dit qu'il a considéré comme seuls représentant le xylème centripète, des éléments du protoxylème ou des cellules résiduelles laissées à la face ventrale du protoxylème par le bois centripète primitivement en arc de cercle, puis déplacé en deux ailes latérales.

Je répète que je ne comprends pas sur quoi s'est basé cet auteur pour séparer son „xylème centripète“ de son „tissu de transfusion“. Les colorations ne m'ont pas permis de distinguer ces deux sortes d'éléments. Au contraire, j'ai pu constater le plus souvent que la coloration jaune un peu brunâtre était identique chez les cellules du protoxylème et du bois centripète et très différente de la teinte jaune-paille du bois centrifuge (voir la planche). Et cela s'explique, si l'on pense que le bois centrifuge seul est secondaire, les autres éléments étant primaires.

Worsdell s'est-il basé pour établir ses distinctions sur les ponctuations ou les divers épaississements des cellules? Je ne le pense pas, car ces ornements pariétaux ne peuvent caractériser un tissu: Pour avoir les apparences les plus variées, les divers éléments du bois secondaire n'en appartiennent pas moins au xylème! Pourquoi alors, maintenir cette distinction? puisque les deux tissus ne peuvent être distingués par des initiales différentes, puisque, au contraire, on trouve, comme Worsdell l'a très bien décrit, tous les passages entre les petits éléments près du protoxylème, et les éléments plus grands de la périphérie. Et bien d'autres raisons viennent appuyer ma manière de voir: Worsdell suppose qu'on pourrait lui objecter que son „tissu de transfusion“ est parfois séparé de son „xylème centripète“; mais il rappelle qu'il les a toujours vus en contact l'un avec l'autre chez les cotylédons, de *Ginkgo* par exemple, et que, dans ces cotylédons, les deux tissus confondus sont toujours en arc de cercle. Tous les auteurs en outre, ont insisté sur ce fait, auquel je reviendrai à plusieurs reprises, que le bois centrifuge va diminuant vers le sommet de la feuille tandis que le centripète augmente au contraire et finit par persister seul à l'extrémité. Or, chez les *Cycadées*, le centrifuge, seul présent dans la tige, diminue dès l'origine de la trace foliaire, et le centripète augmente très rapidement; son développement sera considérable dans les folioles, surtout à leur extrémité, le bois centrifuge étant alors réduit à peu ou pas d'éléments. Une autre preuve du caractère ancestral du „tissu de transfusion“ — Worsdell s'y arrête longuement — est son fort développement par rapport au centrifuge, dans les cotylédons surtout. Enfin, chez *Pinus sylvestris*, type très modifié, où le bois centripète a fini par occuper chez les feuilles une situation périfasciculaire ou même perilibérienne, Worsdell a pu reconnaître chez les cotylédons, que ce tissu occupe la position normale près du bois, en relation avec le protoxylème.

Nous assistons donc, chez les *Conifères*, à la continuation normale et prévue de la réduction d'un caractère: tandis que

chez les *Cycadées*, le bois centripète de la tige a disparu, mais qu'il reste prédominant dans les feuilles, chez les *Conifères* au contraire il est en régression plus accentuée: en passant par les *Gnétacées*, où ce tissu très réduit n'a été décrit que chez les feuilles rudimentaires d'*Ephedra* et chez les bractées de *Gnetum*, on aboutira à sa disparition totale chez les plantes supérieures.

Je veux rappeler encore que les paléontologistes ont insisté dans tous leurs travaux sur les curieux caractères que l'on trouve chez les feuilles et qui ont disparu du tronc; ils expliquent que des plantes, habituées à la vie aquatique, puis adaptées au milieu aérien, ont dû, en premier lieu, et pour des raisons d'équilibre, modifier leurs tiges en vue des conditions nouvelles. Les feuilles, moins vite adaptées, ont donc conservé plus longtemps certains caractères ancestraux qui, cela va de soi, se retrouveront plus accentués vers leur extrémité plus éloignée de la tige.

C'est dans ce sens que Potonié (35), dans sa „Pericaulomtheorie", a expliqué la régression du bois centripète dans la série végétale: le „central", faute d'utilité, aurait disparu d'abord de la tige, laquelle s'est disposée la première et pour des raisons d'équilibre en péricaulome. Au contraire, le „central" représenté par le bois centripète, aurait persisté dans les feuilles jusqu'aux *Cycadées*, leur attribuant ainsi un caractère diploxylique. De même la diploxylie des tiges fossiles s'expliquerait par la persistance du „central". Je n'ai pas étudié dans leurs détails tous les exemples cités par Potonié à l'appui de sa théorie du Péricaulome, mais l'explication est ingénieuse, et je n'ai pas cru inutile de la signaler ici.

Quant aux caractères systématiques qu'on a voulu tirer de ces tissus, je crois qu'il ne faudrait pas exagérer ce point de vue: j'ai déjà dit que l'hydrostéréome transversal varie selon l'âge et la grandeur des feuilles. On a voulu tirer aussi des arguments des membranes aréolées ou réticulées. Il ne faudrait pas non plus aller trop loin dans cette voie, puisque souvent des cellules jeunes peuvent avoir des ornements pariétaux autres que les cellules âgées, puisque généralement les petits éléments près du protoxylème diffèrent à ce point de vue des grands éléments de la périphérie. Cependant, on pourra voir facilement, entre *Araucaria* et *Torreya*, par exemple, une différence évidente, le second ayant surtout des éléments réticulés, le premier en possédant peu ou pas. On peut certainement tirer des caractères génériques d'après la disposition, le nombre, les apparences du bois centripète; on pourra tout au moins s'en servir pour grouper des genres voisins, et même, chez *Podocarpus*, entre autres, pour établir des groupes dans les genres. Mais chez *Torreya*, par exemple, il ne serait pas possible de distinguer par le bois centripète les différentes espèces; de même la distinction serait très difficile, sinon impossible, entre *Torreya* et les genres voisins. De plus, il faut se souvenir que, dans un même individu, les variations sont grandes, si l'on a considéré une feuille jeune au âgée, ou, chez les types hétérophylles, une feuille abiétoïde ou cupressoïde.

Partie spéciale.

Description des espèces.

Cycadées. J'ai dit déjà que je laisse la plus grande partie de ces plantes de côté parce qu'elles méritent une étude spéciale détaillée et qu'il faut les comparer aux *Podocarpus*. Je dois cependant faire ici quelques remarques qui peuvent jeter de la lumière sur certains points de mon travail.

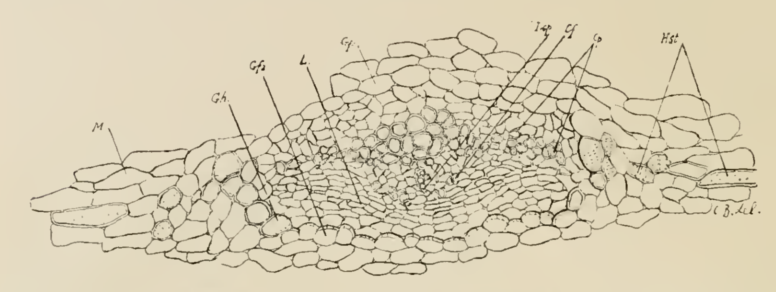


Fig. 1. *Cycas circinnalis.* Milieu d'une foliole. I. cp = initiales du bois centripète. Cp = bois centripète (à gauche et à droite quelques éléments ponctués rappellent les cellules correspondantes des Conifères). Cf = bois centrifuge. L = liber. M = mésophylle. Hst = hydrostéréome transversal. Gh = cellules de la gaine, modifiées pour le passage des sucs et analogues aux hydrostéréides. Gfi = cellules de la gaine, sclérifiées autour de liber. Gp = cellules de la gaine, restées parenchymateuses.

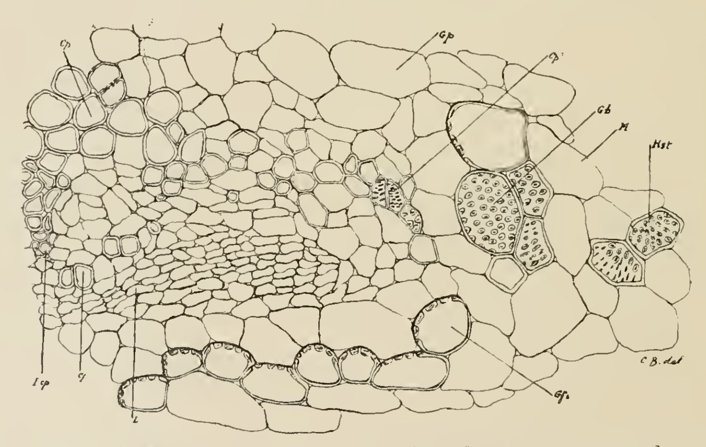


Fig. 2. *Cycas circinnalis.* La moitié du même faisceau un peu plus grossi. Mêmes lettres. En outre Cp¹ indique à la périphérie du centripète les cellules identiques au centripète des Conifères. Du parenchyme sépare toujours le centripète de la gaine.

Cycas. Ce genre a donné lieu à de grandes confusions. Si nous considérons *Podocarpus falcatus*, nous constaterons les plus grandes ressemblances entre les cellules du bois centripète et celles de l'hydrostéréome transversal, et nous comprendrons l'erreur de certains auteurs qui ont voulu voir dans le second de ces tissus une continuation morphologique du premier, alors qu'il

n'en est que la continuation physiologique. La présence entre eux d'une couche de parenchyme, permettra toujours, chez *Podocarpus*, de séparer ces deux tissus. Malheureusement, chez *Cycas revoluta*, Thunb.. qui présente des hydrostéréides semblables par leurs caractères aux éléments périphériques du bois centripète, l'assise restée parenchymateuse chez *Podocarpus*, prend ici, sur une assez grande distance, presque tout autour du fais-

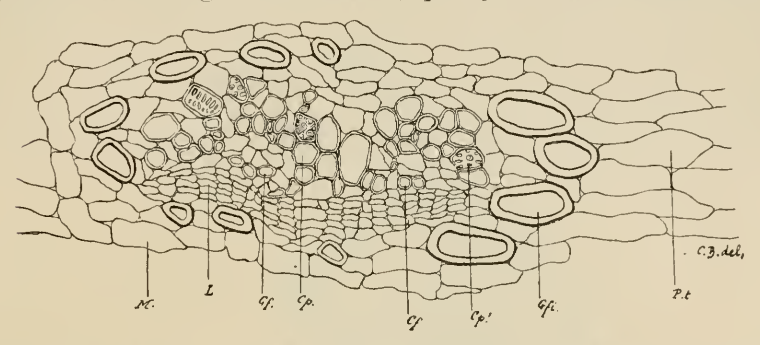


Fig. 3. *Encephalartos horridus.* Sommet d'une foliole. Mêmes lettres que ci-dessus. On peut voir que les cellules Cp[1] du centripète, c'est-à-dire celles qui possèdent les réseaux ou les aréoles, ne sont pas toujours à la périphérie du faisceau. P. t = parenchyme transversal.

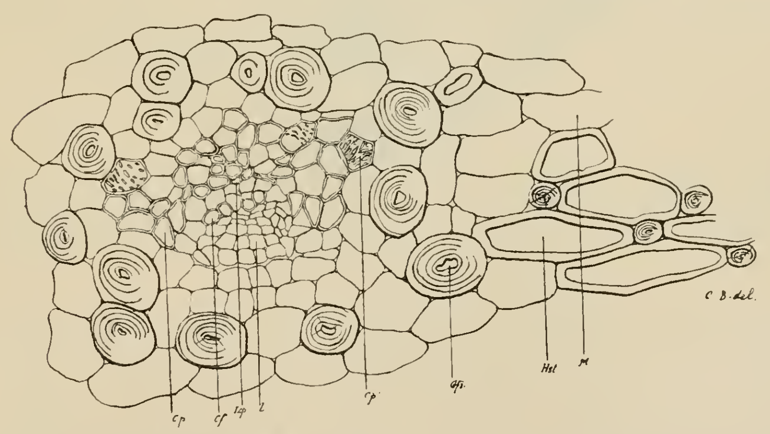


Fig. 4. *Ceratozamia mexicana.* Sommet d'une foliole. Comme ci-dessus. Cpt[1] se trouve plutôt à la périphérie du Cp et va jusqu' aux fibres de la gaine, Gfi.

ceau, des caractères identiques à ceux des hydrostéréides, et constituera une sorte de „gaine de passage". Il en résulte que la différenciation sera rendue difficile et que le bois centripète semblera passer insensiblement à l'hydrostéréome.

Mais certains types m'ont permis d'élucider la plupart des points encore obscurs.

Cycas circinnalis, L. a montré très clairement la délimitation des deux tissus dont il s'agit. Chez cette espèce en effet,

l'hydrostéréome transversal, avec ses ponctuations nombreuses, en fentes aréolées, aboutissait à la gaine périfasciculaire; et celle-ci, latéralement, présentait des cellules identiques aux hydrostéréides. Le bois centripète était séparé de la gaine par quelques cellules parenchymateuses de péridesme qui établissaient bien la distinction entre les deux tissus. De plus, j'ai pu, dans cette espèce ainsi que chez d'autres *Cycadées*, relever le fait que les cellules les plus périphériques du bois centripète offraient des caractères analogues à celles du bois centripète des *Conifères*. Je n'en donne ici que peu d'exemples, comptant y revenir d'autre part. *Cycas circinnalis* est intéressant pour montrer que la gaine peut se modifier de façons différentes: latéralement, j'ai dit qu'elle forme des hydroïdes; au-dessous du liber, ses cellules sont scléri-

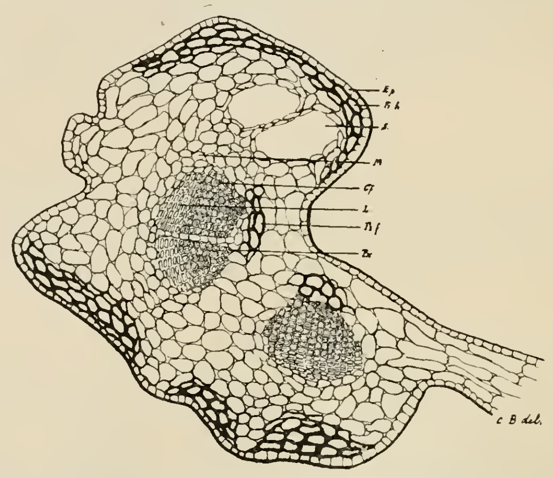


Fig. 5. *Ginkgo biloba.* Sommet d'un pétiole. Ep = épiderme. S = canal sécréteur. Px = protoxylème. Des cellules sclérifiées Fi. f accompagnent le faisceau et sont identiques au sclérenchyme hypodermique Fi. h. Le reste comme ci-dessus.

fiées à leur face interne; au-dessus du bois, un tissu protecteur étant moins nécessaire, la gaine reste parenchymateuse. Mes figures 1 et 2 me dispensent d'insister plus longuement. Comme je l'ai dit, *Cycas revoluta* se prête moins bien à la distinction des deux tissus, le bois centripète arrivant contre la gaine. Mais je suppose qu'en cherchant dans diverses régions de la feuille, on pourra trouver des parties permettant de semblables observations. Chez *Encephalartos horridus*, Lehm. (fig. 3), la gaine n'a que des fibres; le bois centripète montre, un peu partout dans son intérieur, et non plus seulement à sa périphérie, des éléments réticulés rappelant ceux du centripète de certains *Conifères*.

Ceratozamia mexicana, Brgn. (fig. 4) est peut-être plus typique encore: ses éléments réticulés, appartenant bien évidemment au bois centripète, vont vers la périphérie jusqu'à la gaine.

fibreuse. Il y aurait encore bien des exemples à citer et bien des détails à décrire; cela m'entraînerait trop loin, et ce que j'ai dit suffira déjà pour me permettre d'établir les rapports des bois centripètes chez les *Cycadées* et chez les *Conifères*. Je dois ajouter que Worsdell prétend que les *Cycas* seuls ont un „tissu de transfusion accessoire". C'est une erreur; l'hydrostéréome est en effet le plus développé chez *Cycas revoluta*, mais toutes les formes se rencontrent entre ce tissu et un simple parenchyme

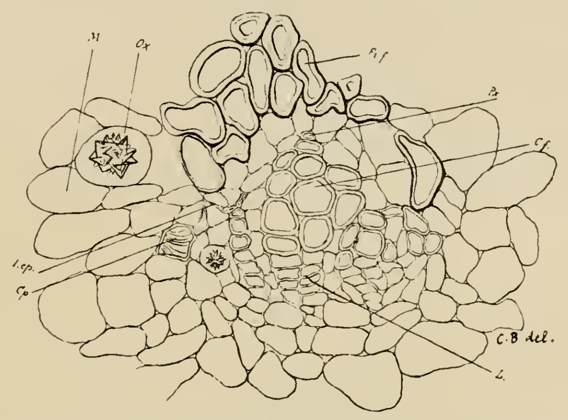


Fig. 6. *Ginkgo biloba.* Au-dessus de la base d'une feuille. Ox = cellule à oxalate de chaux. Cp très peu développé. (Ces premières figures donnent l'explication de toutes les lettres rencontrées dans les suivantes).

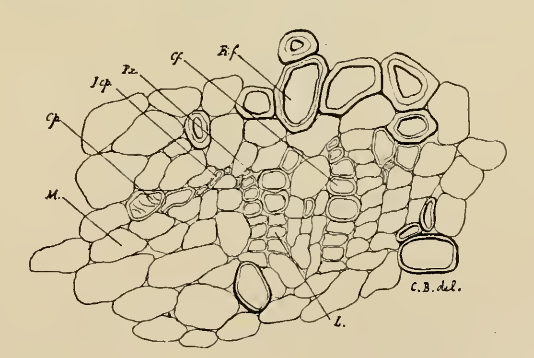


Fig. 7. *Ginkgo biloba.* Milieu d'une feuille.

(certains *Zamia* et *Encephalartos*) en passant par les fibres très typiques des *Ceratozamia* et les cellules plus ou moins épaisses, avec d'élégants épaississements en réseaux chez *Macrozamia*.

Ginkgo. *G. biloba*, L. Il était permis d'attendre, en raison de ses autres particularités, que cette plante offrît, au point de vue qui nous occupe, des remarques intéressantes, et la plupart des auteurs l'ont étudiée pour trouver dans ses organes foliaires des relations entre les *Cycadées* et les *Conifères*. Worsdell par exemple, a examiné *Ginkgo* dans ses cotylédons, dans

les diverses parties de ses feuilles, afin d'y chercher le „xylème centripète“ et le „tissu de transfusion“. J'ai dit déjà que mes renseignements sur cette plante ne concordent pas avec ceux de Worsdell, et que *Ginkgo*, quoique montrant des détails intéressants, n'est pas l'exemple le plus démonstratif de bois centripète.

Je rappelle qu'après avoir décrit le cotylédon où il cite du centripète bien développé, à épaississements spiralés, constituant avec le centrifuge un faisceau mésarche accompagné extérieurement de „tissu de transfusion“ typique, Worsdell donne pour le pétiole un centrifuge très développé et un centripète réduit à très peu d'éléments (le tissu de transfusion étant absent). Dans le limbe au contraire il dit que les trois tissus sont présents (tissu de transfusion réticulé).

Je n'ai pas fait de coupes dans les cotylédons de *Ginkgo* et je suppose exactes les observations de Worsdell. Mais mes nombreuses sections à travers le pétiole n'ont jamais pu me

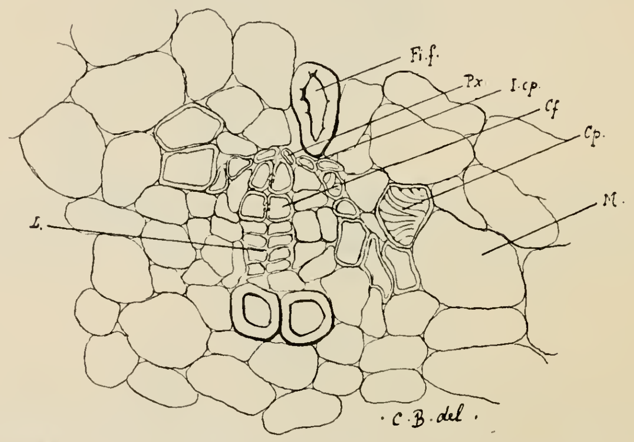


Fig. 8. *Ginkgo biloba.* Au-dessus du milieu d'une feuille; accentuation du Cp, diminution du Cf.

montrer trace de bois centripète (des éléments que Worsdell appelle xylème centripète et tissu de transfusion). J'ai vu, il est vrai, dans la situation indiquée par Worsdell dans ses dessins, quelque cellules sclérifiées qui, si elles n'avaient pas été traitées par des colorants, auraient pu, à cause de leurs membranes un peu épaissies, être prises pour des éléments ligneux. Le réactif genevois établissait clairement leur nature. Au sommet du pétiole, les deux faisceaux sont déjà divisés, et là encore, je n'ai rien trouvé qui pût être considéré comme du bois centripète. J'ai toujours vu, près du faisceau, du côté du bois, les éléments sclérifiés dont je viens de parler. Ces fibres accompagnent le faisceau dans toute sa course à travers le limbe et le pétiole et correspondent aux cellules analogues que je citerai plus loin, chez *Sciadopitys*, où elles séparent les deux ailes du bois cen-

tripète. La figure 5, où j'ai indiqué ces cellules par des traits foncés, montre, sous l'épiderme de la feuille, des éléments que j'ai représentés de la même manière et qui, effectivement, par leur apparence, leur coloration, sont absolument équivalents aux fibres

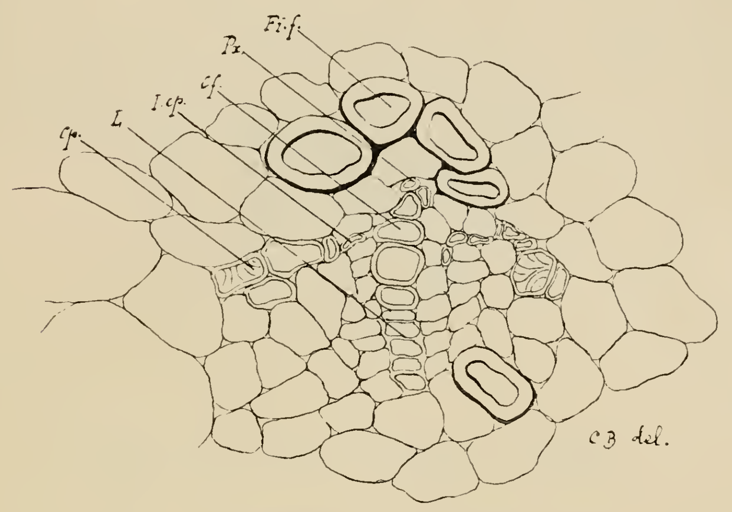


Fig. 9. *Ginkgo biloba.* Sommet d'une feuille.

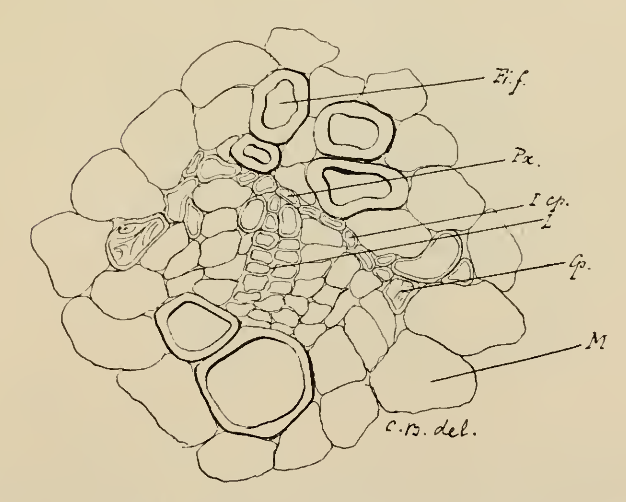


Fig. 10. *Ginkgo biloba.* Sommet d'une feuille. A gauche une cellule du Cp indique vaguement des ponctuations aréolées.

du faisceau. Si j'en juge par les dessins que Worsdell donne des faisceaux du limbe, cet auteur a dû considérer ces scléréides comme son „xylème centripète". D'autres auteurs ont fait probablement la même erreur. Scheit signale à tort les „cordons trachéidaux" dès le coussinet foliaire. Ces éléments, dit-il, se dé-

veloppant beaucoup, finissent par constituer la plus grande quantité du faisceau dont ils entourent comme d'une gaine les deux parties. Seward et Gowan, qui citent tout simplement Wors-

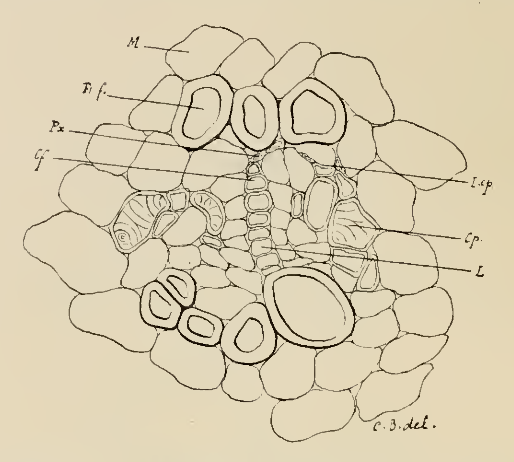


Fig. 11. *Ginkgo biloba.* Sommet d'une feuille.

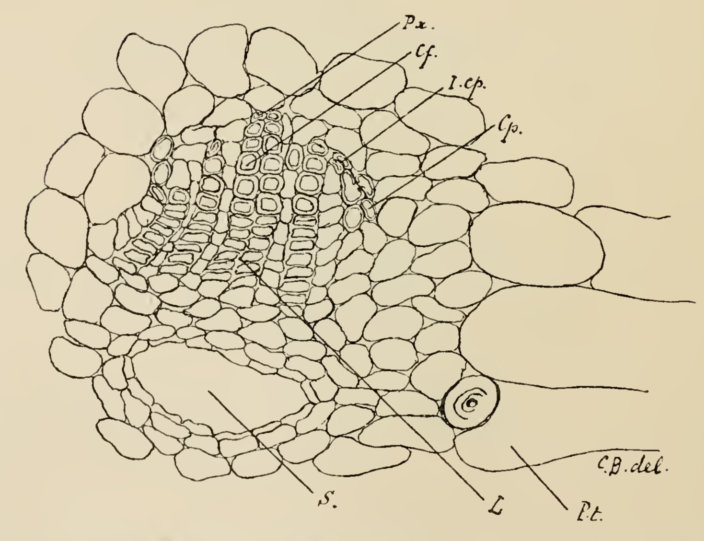


Fig. 12. *Podocarpus Nageia.* Base d'une feuille. A gauche 3 cellules, à droite 6 cellules de Cp.

dell, ont commis sans doute la même erreur que lui, quand ils énoncent l'opinion que j'ai rappelée plus haut.

Mahlert décrit le „tissu de transfusion" surtout dans le pétiole; il s'éloigne en cela de H. de Mohl qui avait bien affirmé l'absence du „tissu de transfusion" chez les pétioles de *Salisburya.* En effet, ce n'est qu'assez tard que le bois centripète

apparaît chez ces feuilles. A la base du limbe on n'en trouve pas encore trace; ce n'est qu'au-dessus de la base, quelquefois même près du milieu de la feuille, qu'il fait son apparition. Le

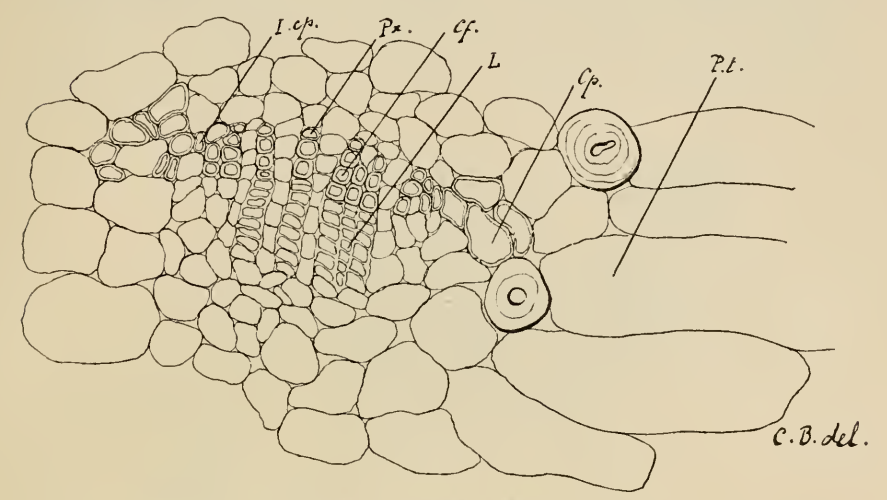


Fig. 13. *Podocarpus Nageia.* Milieu d'une feuille.

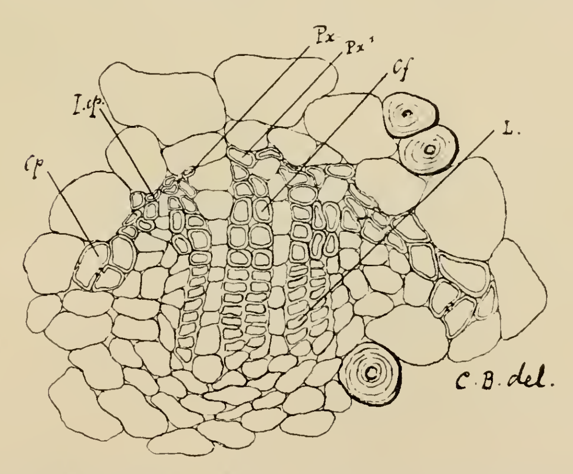


Fig. 14. *Podocarpus Nageia.* Milieu d'une feuille. J'ai indiqué par Px [1] des cellules près du protoxylème, un peu plus grandes que celles du protoxylème, et qui lui appartiennent, ou bien qui indiquent un résidu du centripète primitivement en arc de cercle, plus tard déplacé en deux ailes; ces cellules correspondent à celles que Worsdell considère comme seul vrai xylème centripète. Cet auteur d'ailleurs n'en cite pas chez *Podocarpus.*

faisceau, toujours accompagné des fibres, présente (fig. 6), sur les côtés du bois centrifuge, et en relation avec les éléments du protoxylème, quelques rares éléments de bois centripète: vers l'intérieur de petits éléments, à la périphérie des cellules plus grandes

à épaississements un peu spiralés. Au milieu du limbe (fig. 7) il n'y a pas grand changement, sinon que le centrifuge commence à se réduire. Cette réduction s'accentue vers le sommet de la feuille, tandis que le centripète, avec ses grands éléments périphériques spiralés, prend de l'importance (fig. 8, 9). Vers l'extrémité, le groupe de fibres diminue: le centrifuge très réduit (à 1 série de 3—4 cellules), a, sur ses côtés, un centripète très

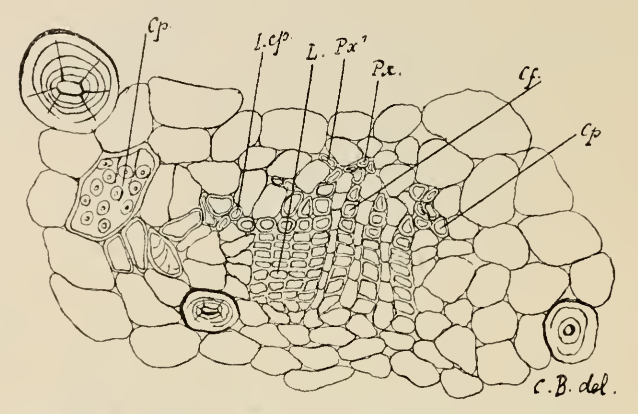


Fig. 15. *Podocarpus Nageia.* Milieu d'une feuille. A gauche Cp plus développé qu' à droite. Aréoles et spirales.

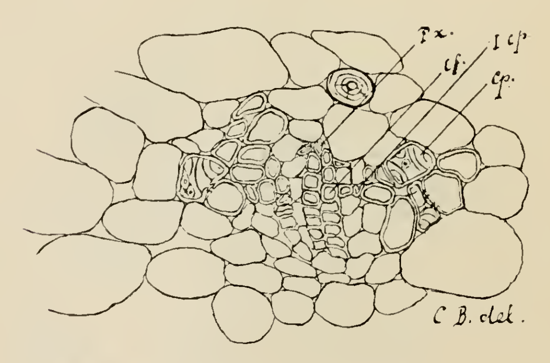


Fig. 16. *Podocarpus Nageia.* Sommet d'une feuille. Accentuation du Cp par rapport au Cf.

accentué avec spirales, et parfois des ponctuations aréolées assez mal définies (fig. 10, 11).

Podocarpus. Je ne veux décrire ici que quelques détails de ce genre dont j'ai étudié de très nombreuses espèces. J'ai dit plus haut qu'il est possible de faire des distinctions entre les différentes espèces, selon les caractères de l'hydrostéréome transversal et du bois centripète:

1. les types plurinerviés (*Nageia*, *latifolia*, etc.) dont le centripète peut s'étendre très loin, se réunir même parfois d'un

faisceau à l'autre, mais qui ne possèdent pas d'hydrostéréome transversal.

2. Les types uninerviés *(nubigena, ferruginea,* etc.) sans hydrostéréome, sans parenchyme allongé transversalement, et à bois centripète non excessivement développé.

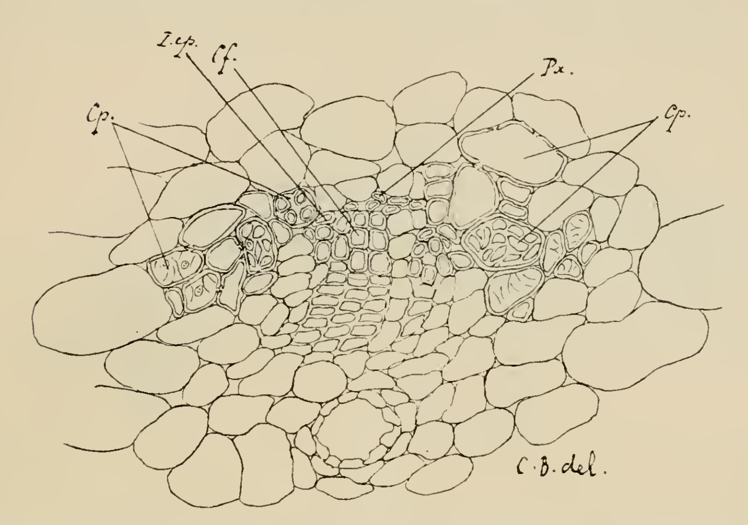


Fig. 17. *Podocarpus Nageia.* Sommet d'une feuille. Le Cp indique tous les passages des spirales aux réseaux et aux aréoles.

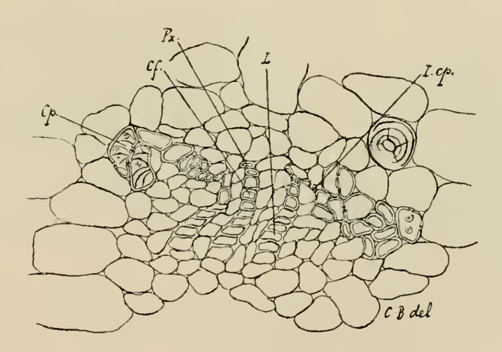


Fig. 18. *Podocarpus Nageia.* Sommet d'une feuille. Grande réduction du Cf.

3. Les types à feuilles plus ou moins cylindriques ou aplaties latéralement, à hydrostéréome non pas transversal, mais dorso-ventral au-dessus du bois *(dacrydioides, cupressina,* etc.).
4. Pas d'hydrostéréome; mais le bois centripète, en ailes très développées dans le mésophylle, fonctionne lui-même comme tissu de soutien *(elongata).*
5. Enfin tous les types uninerviés, à bois centripète bien développé, séparé par une couche de parenchyme de l'hydrostéréome: celui-ci, plus ou moins caractérisé, offre tous les

passages depuis le type peu épaissi, peu lignifié d'*alpina*, aux éléments plus différenciés de *Neglecta*, *Rumphii*, *falcata*, en passant par les intermédiaires de *Koraiana*, *Totara*, etc. Je rappelle que j'ai pu constater que l'hydostéréome, très développé chez les grands feuilles de *neriifolia*, *macrophylla*, etc., est à peine indiqué sous la forme d'un parenchyme un peu allongé transversalement chez les petites feuilles.

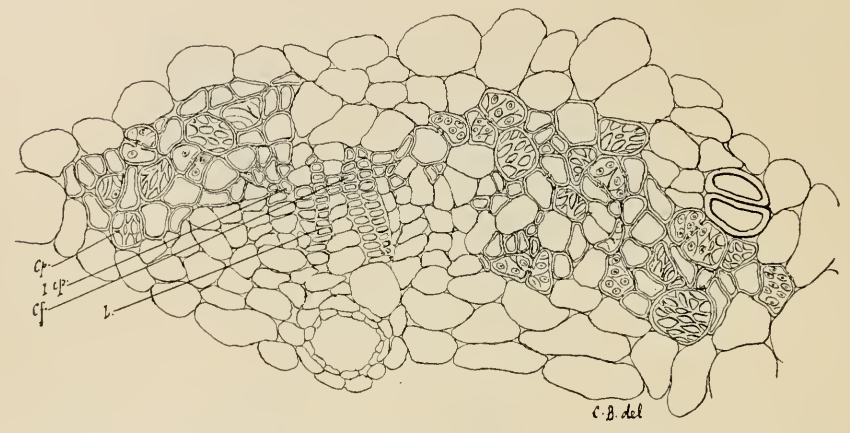


Fig. 19. *Podocarpus latifolia*, forma *ternatensis*. Sommet d'une feuille. Fort développement du Cp.

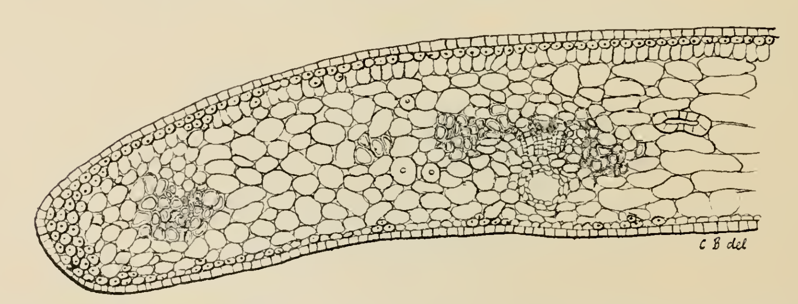


Fig. 20. *Podocarpus latifolia* forma *ternatensis*. Sommet d'une feuille. Dessin un peu schématique, pour montrer une nervure normale et la nervure marginale réduite au seul Cp.

Je ne décrirai ici que quelques types pouvant élucider des détails chez les genres que je décris plus spécialement.

P. Nageia, R. Br. Les nervures parallèles de cette espèce courent longitudinalement dans le limbe et sont séparées par des cellules de parenchyme un peu allongées transversalement et interrompues par des fibres.

Une coupe transversale (fig. 12) vers la base d'une feuille montre le centrifuge bien développé, en séries radiales bien régulières, correspondant à des séries d'éléments libériens, et séparées par des rayons médullaires. Dès ce niveau, latéralement

au centrifuge, et partant du protoxylème, on peut distinguer quelques éléments très peu nombreux de centripète, colorés différemment du centrifuge mais identiquement au protoxylème. Ces cellules sont d'autant plus grandes qu'elles sont plus éloignées

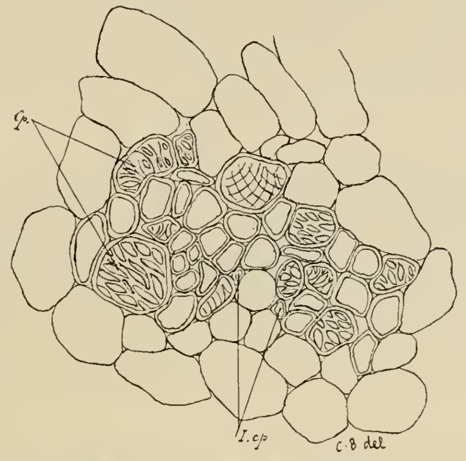


Fig. 21. *Podocarpus latifolia.* forma *ternatensis.* Sommet d'une feuille. Nervure marginale réduite au centripète avec ses initiales plus petites et ses cellules réticulées.

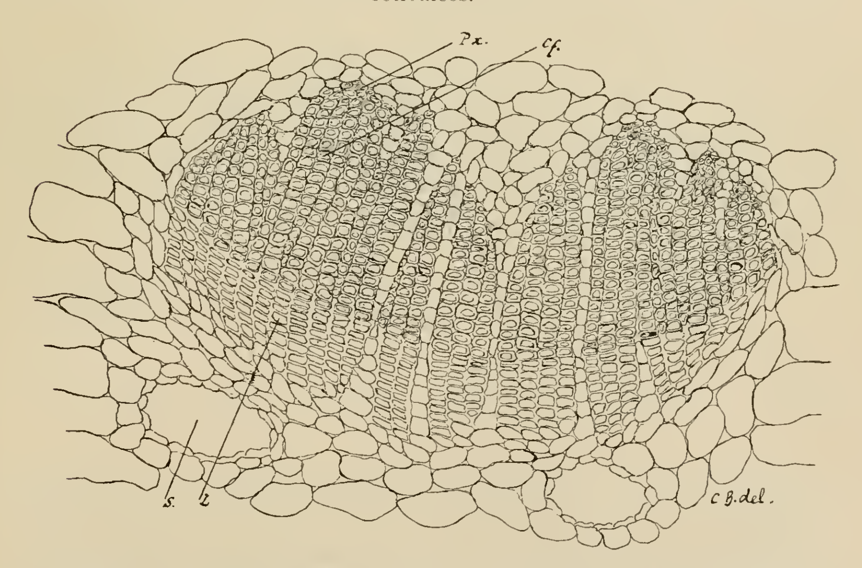


Fig. 22. *Podocarpus latifolia.* Base d'une feuille. Pas trace de Cp.

du faisceau, et sont munies sur leurs parois, de rares ponctuations aréolées.

Vers le milieu de la feuille (Fig. 13), le centrifuge n'a pas encore notablement diminué; mais le centripète s'accroît davantage. Il ne comprend plus, comme à la base, 3—6 éléments, mais

bien une dizaine environ de chaque côté du faisceau; les petites cellules s'attachent au protoxylème; les grandes, à la périphérie, montrent des ponctuations aréolées. Il est utile de remarquer que, dans une coupe de feuille plurinerviée, on rencontre à un même niveau, dans la même coupe, des différences entre les divers faisceaux, notamment entre ceux du milieu de la feuille et ceux de la marge. Cela n'a rien qui doive surprendre: les faisceaux marginaux, se terminant plus tôt que ceux du milieu, présenteront avant ceux-ci les caractères de terminaison des faisceaux. Par

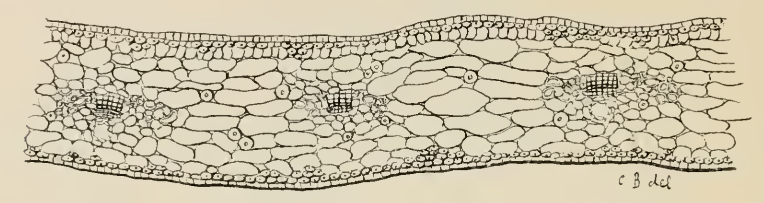


Fig. 23. *Podocarpus latifolia.* Sommet d'une feuille. Dessin un peu schématique pour montrer la disposition des faisceaux et du mésophylle.

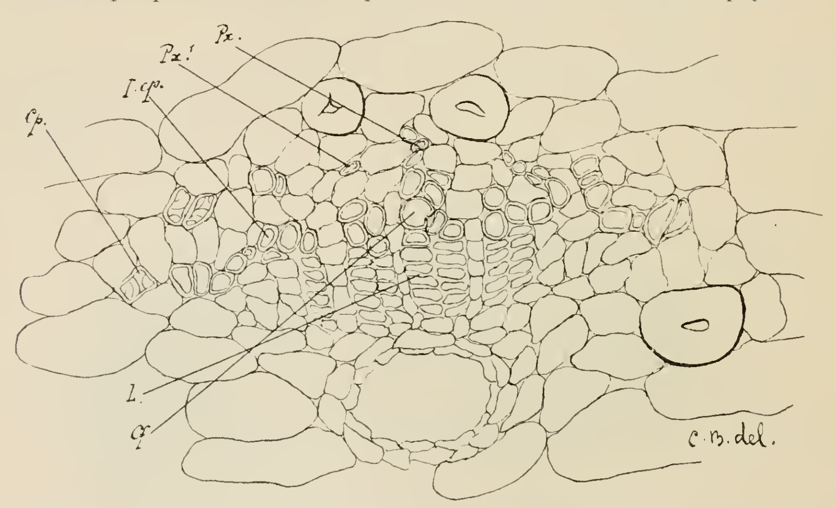


Fig. 24. *Podocarpus latifolia.* Milieu d'une feuille. Centripète encore peu abondant, spiralé. Pour Px[1] voir fig. 14.

exemple la fig. 14, qui représente le faisceau marginal de la même coupe que la fig. 13, indique une accentuation de la réduction du centrifuge, et une augmentation corrélative du centripète. De même la fig. 15 montre, d'un côté, le centripète très développé, ses cellules plus grandes, ses ponctuations aréolées plus visibles, et un commencement de réticulation que l'on retrouve plus accentuée dans une coupe au sommet de la feuille. La fig. 16 en effet, montre le centripète prédominant beaucoup sur le centrifuge, lequel est réduit à très peu d'éléments. Les grandes cellules du centripète ont des ponctuations aréolées et des épaississements plus ou moins spiralés.

Les *Podocarpus* sont intéressants par le fait qu'on y rencontre tous les passages entre les éléments réticulés et les aréolés. C'est ce que montre bien la fig. 17, dont le centripète possède des cellules nettement spiralées, d'autres avec des ponctuations aréolées à très large ouverture, d'autres enfin où l'épaississement est définitif et les aréoles normales. La fig. 18 montre la grande réduction du centrifuge, la prédominance du centripète. En outre on peut y constater que les cellules du protoxylème sont variables.

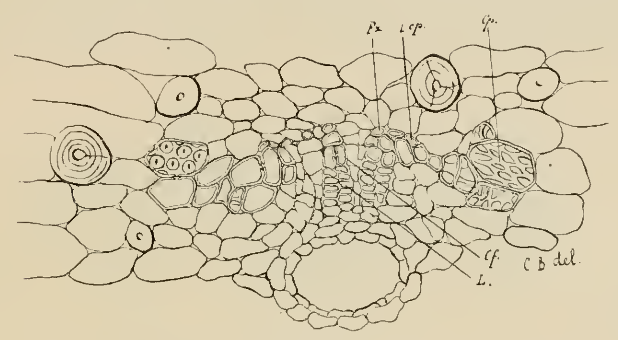


Fig. 25. *Podocarpus latifolia.* Sommet d'une feuille. Centripète abondant. Spirales, réseaux, aréoles.

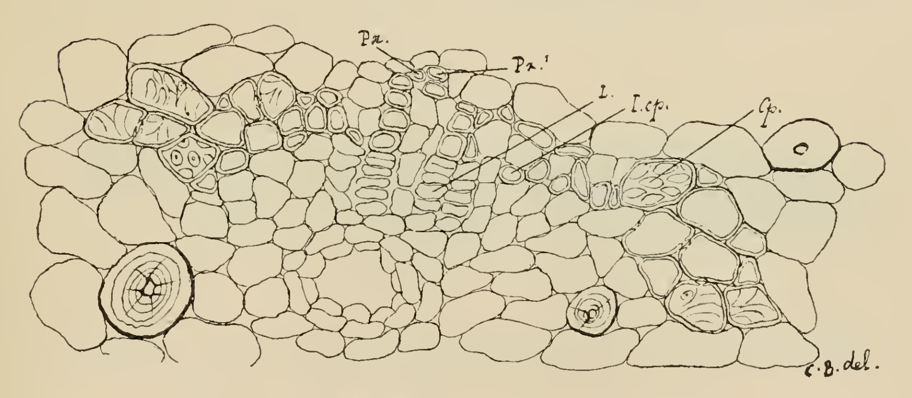


Fig. 26. *Podocarpus latifolia.* Sommet d'une feuille.

Les cellules plus grandes sont peut-être celles que Worsdell a prises pour son „Xylème centripète typique".

Pour moi, elles appartiennent au protoxylème, ou peut-être seraient-elles le résidu du bois centripète, originellement en arc de cercle puis déplacé latéralement. Je le répète la coloration et les épaississements ne permettent généralement pas de différencier le protoxylème du bois centripète.

P. latifolia, Wall., forma *ternatensis* montre au sommet de ses feuilles un centripète très développé, en ailes, présentant tous les passages des épaississements spiralés ou réticulés aux ponctuations aréolées; il indique, de la base au sommet (fig. 19),

une réduction du centrifuge et une augmentation du centripète. De même vers la marge, les nervures ont davantage le caractère terminal (fig. 20). Dans la fig. 21 (nervure marginale), l'accentuation du centrifuge est énorme, et nous avons ici l'indication de la „calotte terminale" signalée par les auteurs. En effet, le liber et le centrifuge ont disparu, mais il est facile de constater encore les initiales du centripète et les éléments qui vont toujours grandissant vers la périphérie de ce tissu. Il est intéressant de remarquer, à l'extrémité de la nervure, c'est-à-dire au point le plus éloigné de la tige, là où les faisceaux doivent avoir conservé davantage les caractères ancestraux, que le centripète

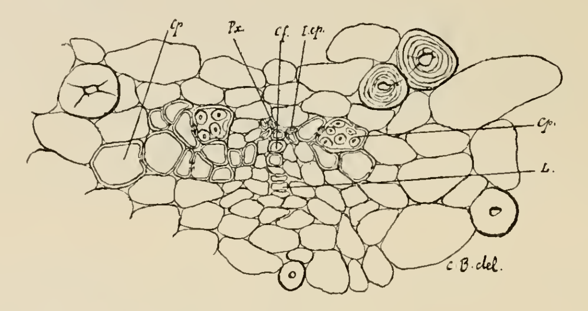


Fig. 27. *Podocarpus latifolia.* Sommet d'une feuille. Cf réduit à 3 ou 4 cellules. Grandes aréoles du Cp.

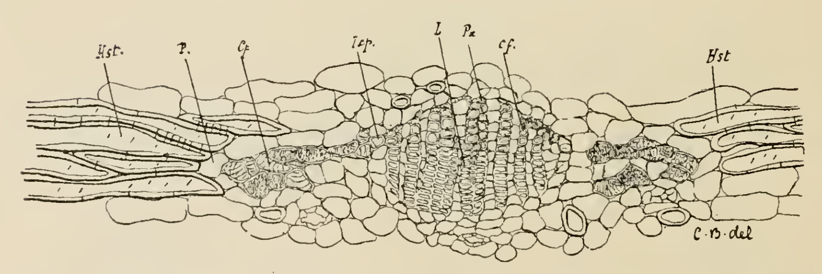


Fig. 28. *Podocarpus neriifolia.* Sommet d'une grande feuille. Centripète très développé, séparé par une gaine parenchymateuse P de l'hydrostéréome transversal.

est encore disposé en arc de cercle, et une comparaison s'impose avec certaines figures des *Cycadées.*

P. latifolia, Wall. La base d'une feuille (fig. 22) montre un centrifuge extrêmement développé et pas trace de centripète. A mesure qu'on s'élève dans la feuille (fig. 24—27), ou qu'on considère des nervures marginales, on peut toujours observer la réduction du premier et l'apparition du second, attaché au protoxylème. Le parenchyme, un peu allongé transversalement entre les nervures, est, comme chez *P. Nageia*, interrompu par des fibres (fig. 23). Les fig. 25, 26 indiquent tous les passages des spirales aux aréoles, les fig. 24, 26 montrent, près du protoxylème, des cellules qui peuvent être le „xylème centripète" de Wors-

dell, mais qui correspondent à celles que j'ai discutées chez *P. Nageia.* La fig. 27 illustre nettement le centripète très développé et le centrifuge à peine conservé (réduit à trois cellules).

P. neriifolia, D. Don. Dans ce type uninervié, tous les caractères des espèces ci-dessus sont confirmés: le centripète s'accentuant de la base au sommet, à mesure que rétrograde le centrifuge, les initiales, petites vers le protoxylème, et les grandes cellules périphériques, avec passages des réseaux aux aréoles. Je décris en passant ce type pour montrer, à côté d'une grande feuille avec hydrostéréome (fig. 28), une petite feuille où ce tissu

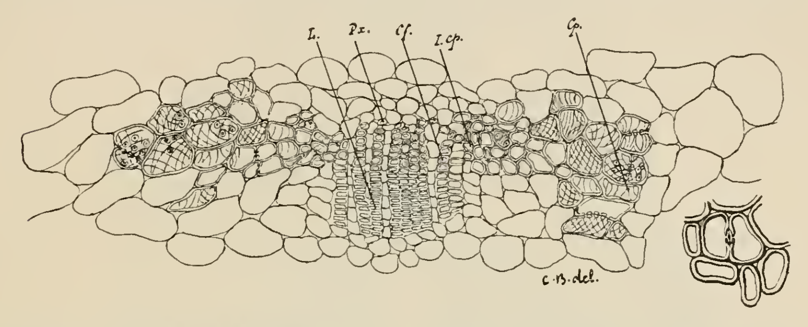


Fig. 29. *Podocarpus neriifolia.* Sommet d'une petite feuille. L'hydrostéréome ne s'est pas développé. A droite une ponctuation aréolée du Cp en coupe transversale plus fortement grossie.

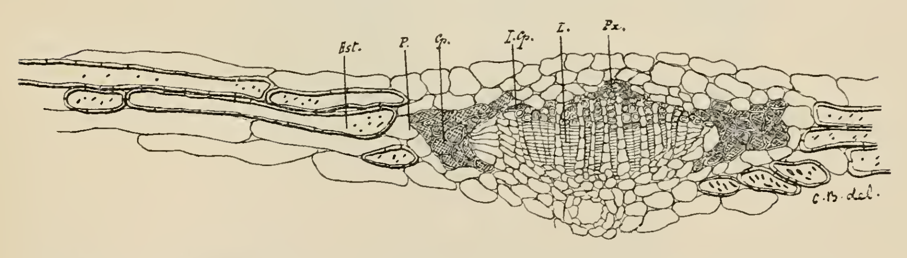


Fig. 30. *Podocarpus falcatus.* Sommet d'une feuille. Un peu schématique. Cp séparé par gaine P, de l'hydrostéréome transversal. Courbure des ailes de centripète vers le phloème.

n'est pas développé (fig. 29). Dans la fig. 29, deux cellules de centripète sont représentées avec une ponctuation aréolée dont la coupe ne laisse aucun doute sur sa nature réelle.

P. falcata, R. Br. Si je reproduis ici cette fig. 30 un peu schématique, où l'on retrouvera les détails décrits ci-dessus, c'est pour signaler un fait que je ne crois pas sans importance: le centripète est disposé en deux ailes qui se recourbent en-dessous du phloème. Ce caractère se retrouve, quoique moins apparent, chez *P. Nageia*, *latifolia* et chez bien d'autres types. Ailleurs, les ailes peuvent se recourber au-dessus du xylème, et j'aurai à signaler un *Abies* typique à ce point de vue. Quoique n'ayant pas l'intention de m'occuper ici de *Pinus* et d'*Abies,* j'ai voulu

relever ce point. J'ai dit déjà que *Pinus* est un type trop modifié pour qu'on puisse y reconnaître facilement l'origine de son „parenchyme aréolé". Mais je pense qu'en certaines régions des feuilles, ou dans certaines feuilles, on trouverait des centripètes en

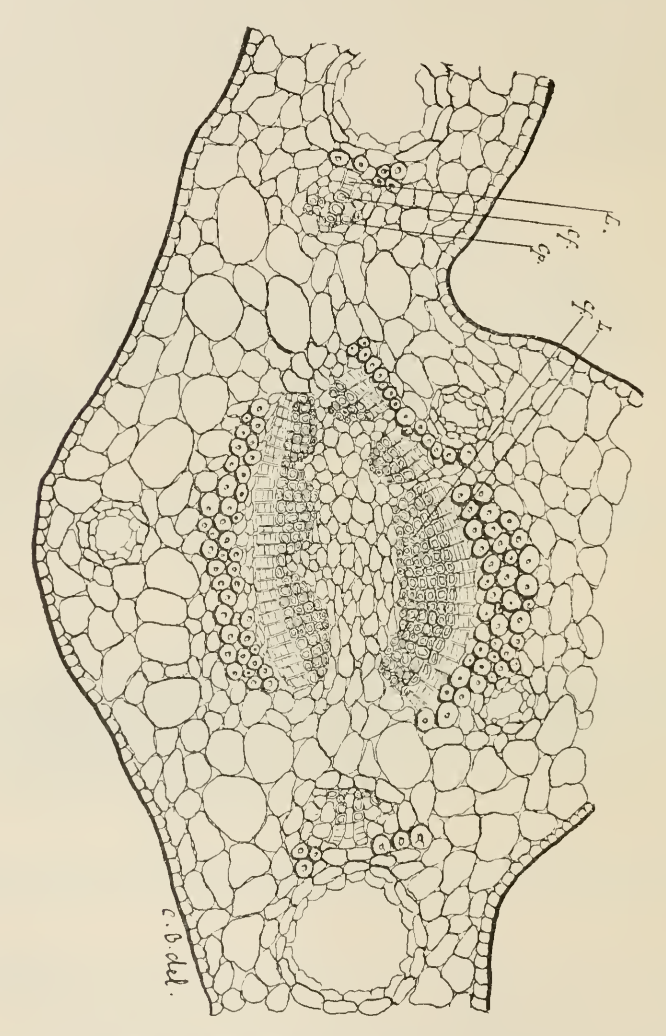


Fig. 31. *Phyllocladus trichomanoides.* Base d'un cladode. Du cylindre central se sont détachés deux faisceaux latéraux. Leur Cf a, sur ses côtés, de très peu nombreues et très petites cellules de Cp.

ailes recourbées, et rappelant les types ci-dessus. Worsdell n'a-t-il pas signalé que le cotylédon de *Pinus sylvestris* a un „tissu de transfusion" normal en arc de cercle et en relation avec le bois. Il ne sera donc pas difficile de trouver entre les bois centripètes normaux, et en passant par les types en ailes re-

courbées, tous les passages vers les *Pinus*, où le tissu en question est plus modifié, étant plus adapté à sa nouvelle fonction.

Phyllocladus. Ce genre m'a fourni d'excellent matériel pour illustrer mes conclusions. On m'objectera peut-être que les organes assimilateurs de cette plante, n'étant pas des feuilles, mais des cladodes, ne peuvent être pris comme terme de comparaison. Je ne suis pas de cet avis et je rappelle ce que je disais plus haut, à savoir que les troncs, organes de soutien autant que de conduction, ont dû s'adapter les premiers aux nouvelles conditions d'équilibre du milieu aérien et qu'ils ont dû, par conséquent les premiers, modifier leurs organes. Les appendices assimilateurs

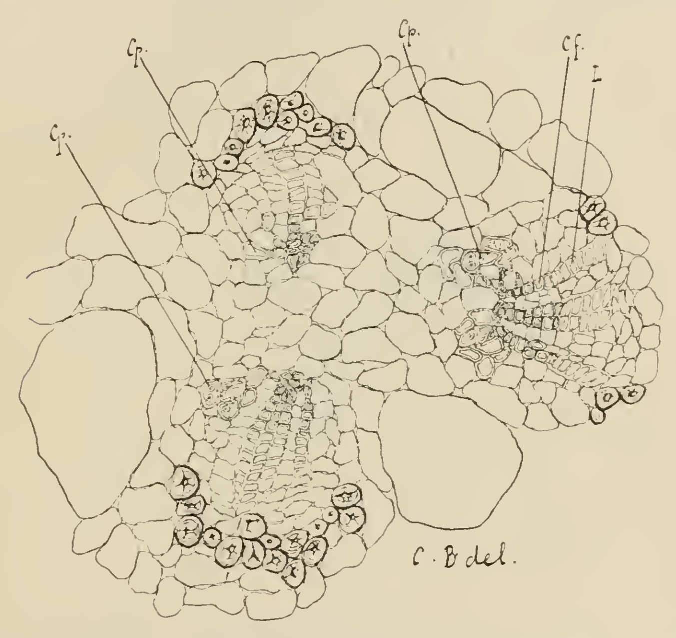


Fig. 32. *Phyllocladus trichomanoides.* Cylindre central séparé en 4 faisceaux, dont 3 sont représentés. Le supérieur s'atténue. Le latéral a un fort Cp aréolé.

de ces troncs n'étant pas soumis aussi directement à ces raisons d'équilibre n'ont pas été forcés de se modifier aussi rapidement et ont gardé plus longtemps les caractères ancestraux. Et j'appuie sur ce terme „appendices", auquel j'attache plus d'importance qu'au terme „feuilles". Nous n'avons donc pas à nous occuper de savoir si les organes assimilateurs de *Phyllocladus* sont des feuilles ou des tiges aplaties, nous n'avons qu'à voir en eux des appendices du tronc, et à les considérer comme tels au même titre que les feuilles.

P. trichomanoides, D. Don. Si je considère la base d'un cladode, une nervure me montre un cylindre central caulinaire normal plus ou moins ovale, et dont le cambium a fourni au centre un anneau de bois centrifuge et à la périphérie des élé-

ments libériens. Mais, à peine entré dans le cladode, et dès que la coupe de celui-ci est déjà un peu elliptique, aux deux extrémités du cylindre central ovale, se détachent des faisceaux; ces deux premiers faisceaux, détachés de l'ensemble, sont remarquables par leur faible quantité de centrifuge, accompagné d'éléments très petits et peu nombreux de centripète, fig. 31. Plus haut, les nervures principales du cladode se divisent à leur tour de la façon suivante: le „cylindre central" caractéristique qu'elles sont à l'origine se divise en deux faisceaux latéraux, et deux dorsi-

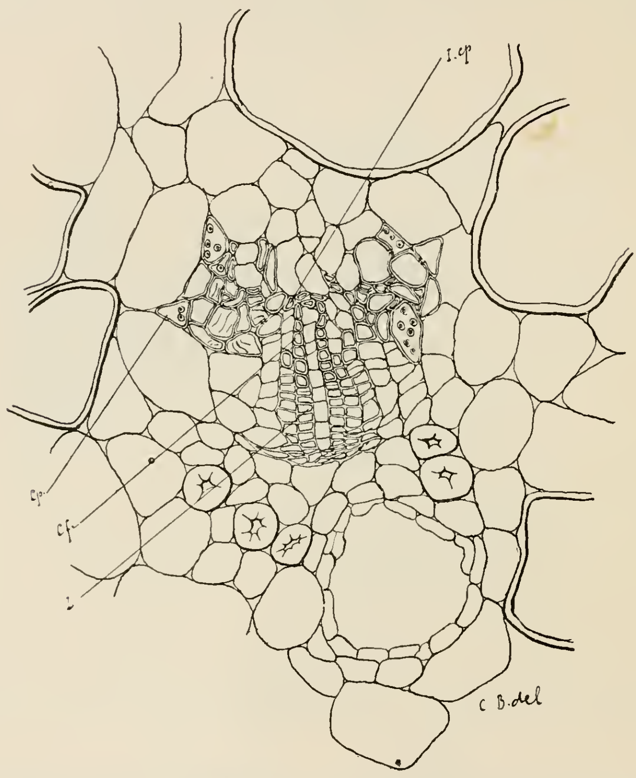


Fig. 33. *Phyllocladus trichomanoides.* Cp en deux ailes réticulées et aréolées.

ventraux. De ces deux derniers, celui qui se trouve vers la face supérieure du cladode diminue très vite et prend rapidement le caractère terminal d'une nervure: accentuation du centripète par rapport au centrifuge. La fig. 32 montre trois des 4 faisceaux ainsi séparés. Le supérieur a le centripète bien plus développé que le centrifuge, le latéral les a tous deux bien développés, l'inférieur n'a que très peu de centripète d'un seul côté.

Le centripète de cette espèce débute comme de coutume près du protoxylème, par de petits éléments qui vont grandissant vers

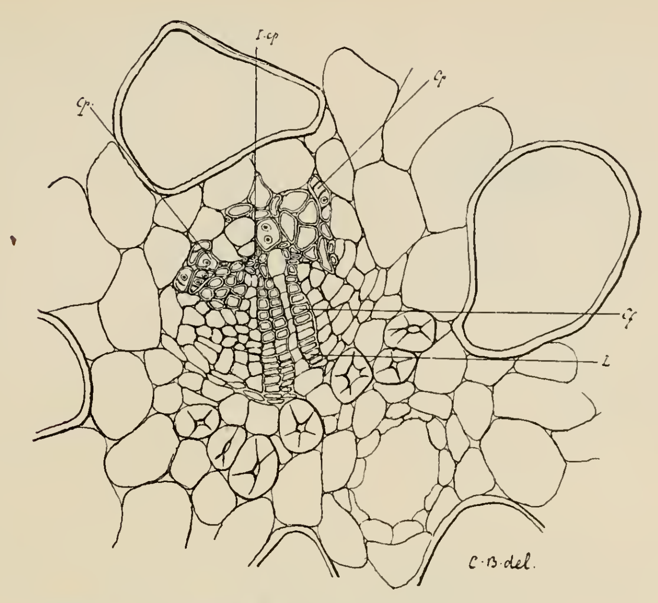


Fig. 34. *Phyllocladus trichomanoides.* Disposition presque en arc de cercle du Cp.

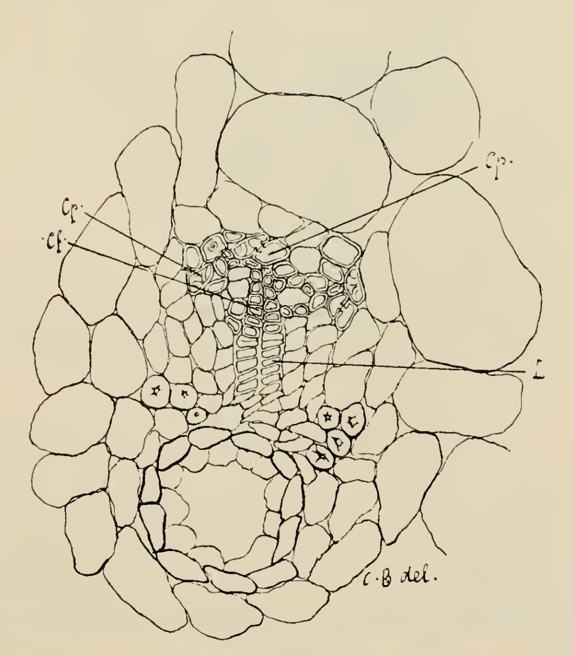


Fig. 35. *Phyllocladus trichomanoides.* Sous le sommet d'un cladode. Cp en arc de cercle.

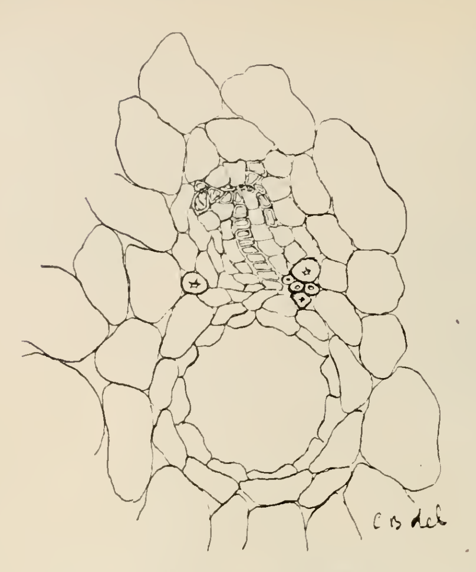


Fig. 36. *Phyllocladus trichomanoides.* Vers le sommet d'un cladode. Cf réduit.

la périphérie. A mesure apparaissent dans les membranes épaisses et lignifiés des cellules, des ponctuations aréolées, et chez les plus grandes éléments, un commencement, pas toujours très appréciable, d'épaississements spiralés (fig. 33). Mais l'intérêt principal de *P. trichomanoides* réside dans le fait suivant: très peu après la séparation du cylindre central en faisceaux isolés, le centripète prend, dans beaucoup de cas, la situation originelle du bois centripète: il se dispose en arc de cercle et donne donc une disposition mésarche bien typique à l'ensemble du xylème. On

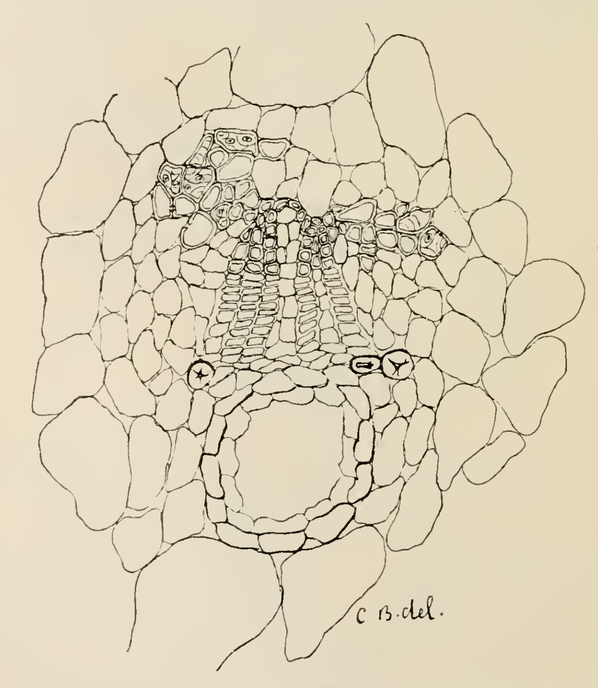


Fig. 37. *Phyllocladus trichomanoides.* Milieu d'un cladode. Cp en 2 ailes.

trouvera chez cette espèce, entre le centripète en arc de cercle et le centripète en deux ailes latérales, toutes les formes avec

éléments résiduels plus ou moins nombreux près du protoxylème; ce type rend donc inadmissible la distinction conservée par Worsdell entre „xylème centripète“ et „tissu de transfusion“. Les fig. 32 (faisceau latéral) et 37 (deux ailes presque complètement séparées), 34 (deux ailes peu séparées), 35 (arc de cercle continu), démontrent bien mon interprétation.

La fig. 36 montre la terminaison d'une nervure

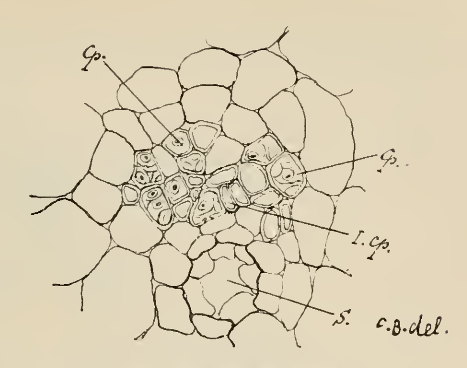


Fig. 38. *Phyllocladus trichomanoides.* Sommet d'un cladode. Nerv. marginale réduite au seul centripète en arc de cercle.

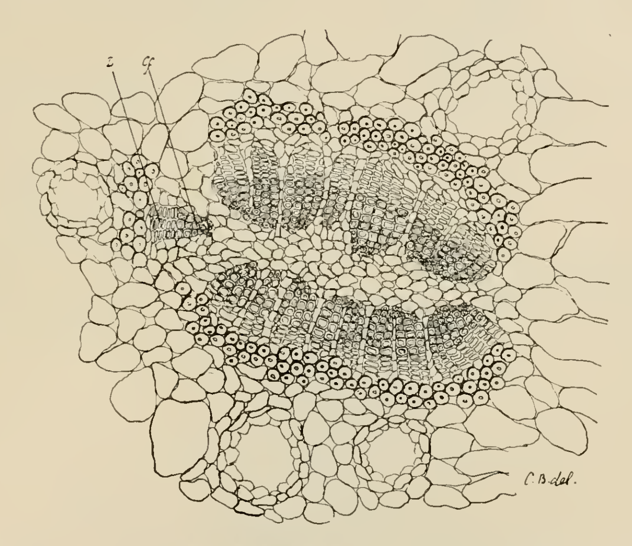


Fig. 39 et 39'. *Phyllocladus rhomboidalis.* Base d'un cladode. La nervure qui se détache à gauche du cylindre central n'a pas encore trace de Cp. Celle qui s'en est détachée à droite (39') a déjà, d'un coté du Cf, très peu de très petites cellules de Cp.

et le caractère constant d'accentuation du centripète et de diminution du centrifuge. Dans la fig. 37, les ponctuations aréolées et les épaississements spiralés sont bien nets. La fig. 35, un peu moins près du sommet que 36, montre le centrifuge encore abondant, mais le centripète déjà prédominant. Enfin,

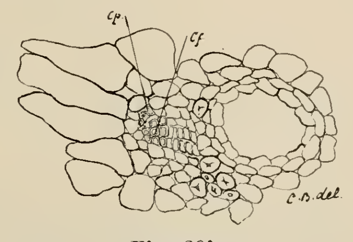


Fig. 39'.

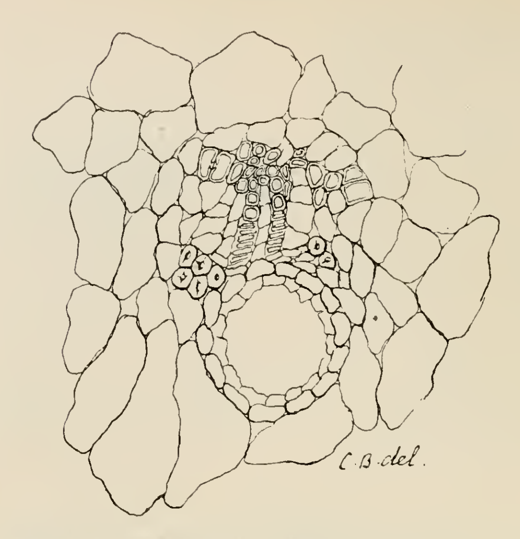


Fig. 40. *Phyllocladus rhomboidalis.* Milieu d'un cladode. Cp en 2 ailes.

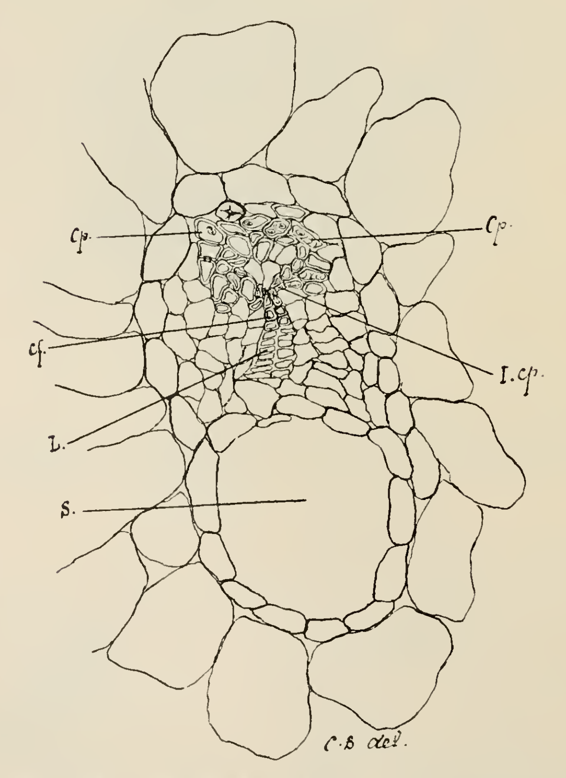


Fig. 41. *Phyllocladus rhomboidalis.* Milieu d'un cladode. Cp aréolé et spiralé disposé en arc de cercle.

la fig. 38 représente l'ultime terminaison d'une nervure. Le centrifuge et le liber ont disparu, le centripète seul est conservé, relativement abondant, avec ses spirales et ses aréoles, ses initiales à la place qu'elles doivent occuper normalement, et sa disposition très typique en arc de cercle.

P. rhomboidalis, Rich. est peut-être encore plus démonstratif; une coupe à la base d'un cladode 39, 39' montre le cylindre central caulinaire dont se sont déjà détachés latéralement deux faisceaux: l'un qui a encore le caractère caulinaire, c'est-à-dire pas trace de centripète, l'autre avec quatre très petits éléments centripètes. Dans d'autres cylindres centraux mais dont les faisceaux latéraux se sont séparés depuis plus longtemps, on pourra trouver le centripète assez développé, et déjà presque disposé en arc de cercle. Une coupe (Fig. 40) vers le milieu

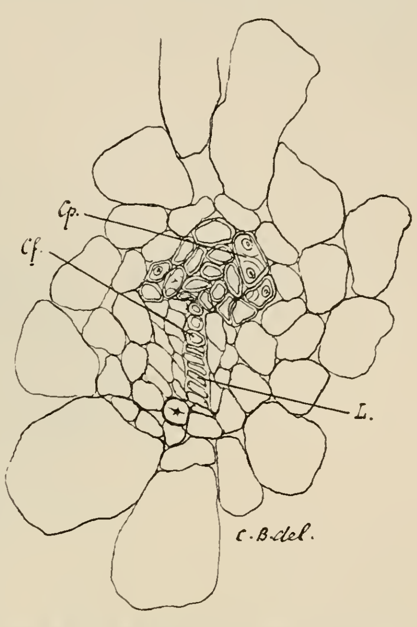


Fig. 42. *Phyllocladus rhomboidalis.* Près du sommet d'un cladode. Cf réduit, Cp très développé et en arc de cercle.

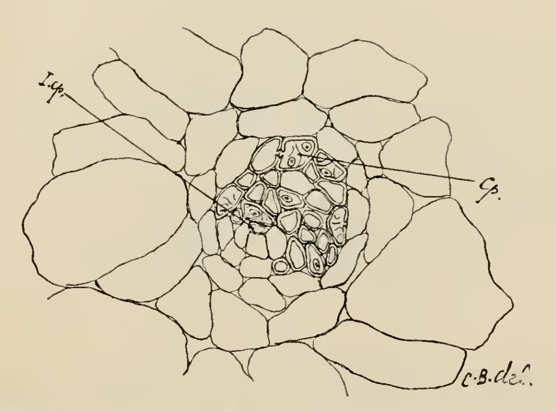


Fig. 43. *Phyllocladus rhomboidalis.* Sommet d'un cladode. Nerv. marginale. Cp seul présent en arc de cercle autour de ses initiales. Aréoles et spirales.

d'un cladode indique le centrifuge déjà un peu réduit, le centripète accentué avec plus grands éléments à la périphérie. Des cellules plus grandes que celles du protoxylème et situées en, connexion avec lui montrent du centripète résiduel. La fig. 41

accentue la réduction du centrifuge et l'augmentation du centripète, lequel, en arc de cercle, avec ses éléments plus grands, spiralés ou aréolés à l'extérieur, indique bien un faisceau mésarche.

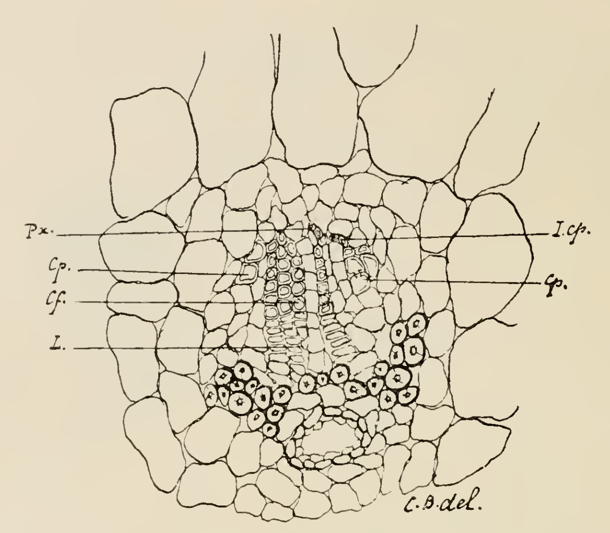


Fig. 44. *Phyllocladus hypophylla.* Milieu d'un cladode. Cp très peu développé en 2 ailes.



Fig. 45. *Phyllocladus hypophylla.* Sommet d'un cladode. Tendance du Cp à se disposer en arc de cercle.

La réduction du centrifuge s'accentue dans la fig. 42, tandis que le centripète est tout à fait prépondérant. Cette prépondérance est très marquée dans la fig. 43, au sommet d'une nervure marginale, où le centripète seul est visible, avec ses initiales, ses aréoles, ses épaississements spiralés, etc.

P. hypophylla, Hook. Des observations semblables pourraient se répéter à propos de cette espèce. Je n'ai donc pas besoin de m'y arrêter longuement. Je donne seulement la base d'un faisceau avec fort centrifuge et faible centripète (fig. 44). Le milieu d'un faisceau avec centripète très développé en arc de cercle à peine

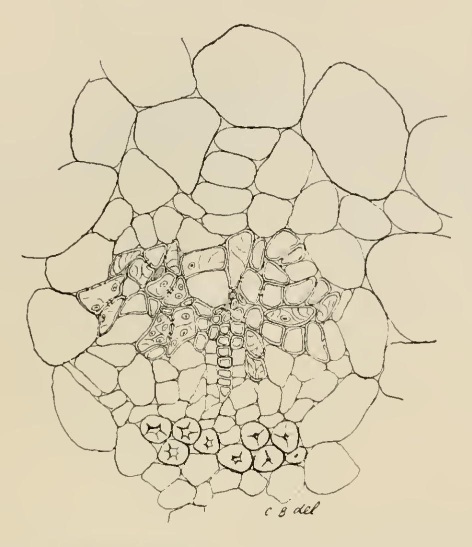


Fig. 46. *Phyllocladus hypophylla.* Sommet d'en cladode. Cf réduit. Cp développé, en arc de cercle.

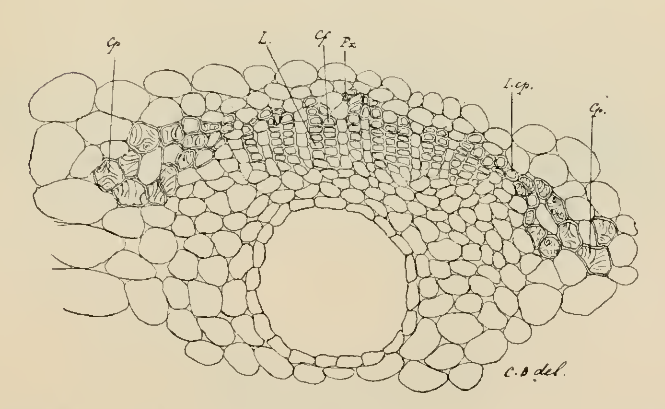


Fig. 47. *Torreya taxifolia.* Sommet d'une feuille très jeune.

interrompu (fig. 45). Ce développement, s'accentuant (fig. 46) au sommet du faisceau, la disposition devient clairement mésarche, le centrifuge est très réduit, le centripète forme un arc ininterrompu. Chez cette espèce les caractères des cellules (ponctuations aréolées, spirales) sont plus nets que chez les deux précédentes.

Torreya. Comme je l'ai dit, je n'aurai pas de grandes distinctions à faire entre les différentes espèces de *Torreya*, pas plus qu'entre ce genre et les genres voisins. Mais il m'a fourni de très bons exemples d'un bois centripète très développé, bien

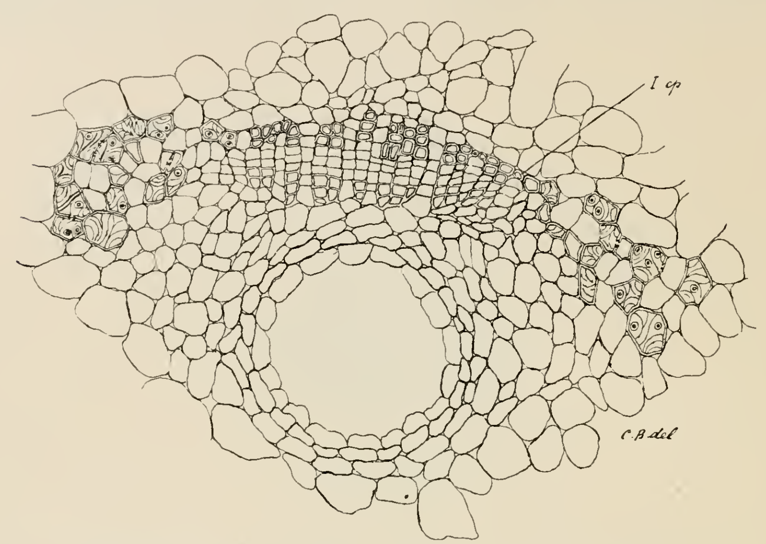


Fig. 48. *Torreya taxifolia.* Sommet d'une feuille jeune.

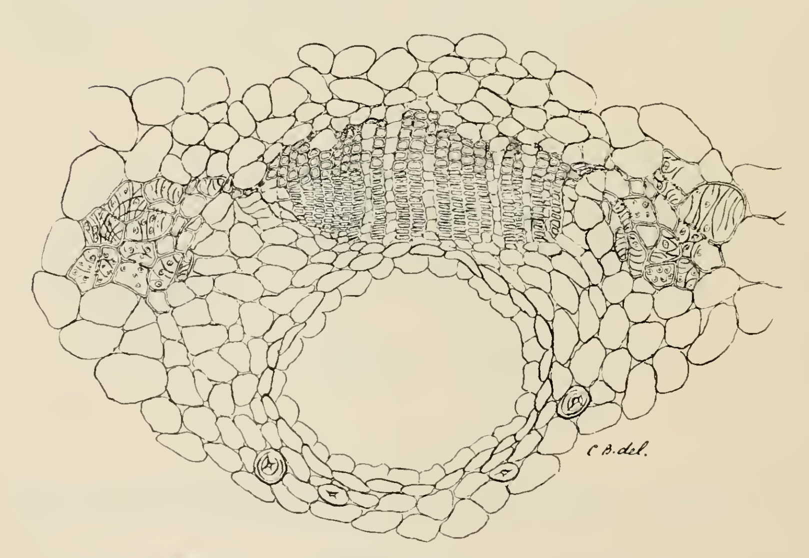


Fig. 49. *Torreya taxifolia.* Base d'une feuille âgée.

typique, où tous les caractères des cellules, leur disposition, les initiales, sont très faciles à saisir.

T. taxifolia, Arn. Une feuille très jeune (fig. 47) montre un centrifuge peu développé, et sur ses côtés un centripète très ap-

parent avec d'élégants épaississements spiralés dans les grands éléments de sa périphérie, et des ponctuations aréolées encore peu claires. Une feuille moins jeune accentue le développement du centripète qui, dans ses grandes cellules périphériques pré-

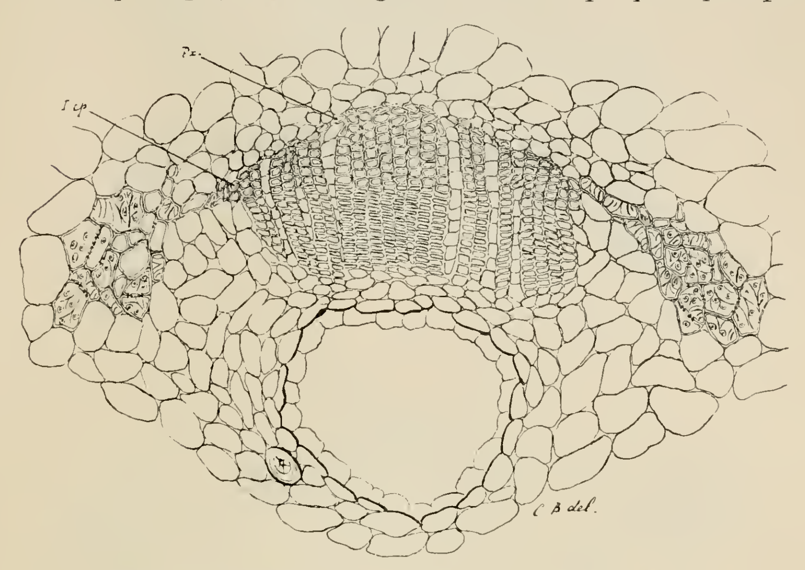


Fig. 50. *Torreya taxifolia.* Milieu d'une feuille âgée.

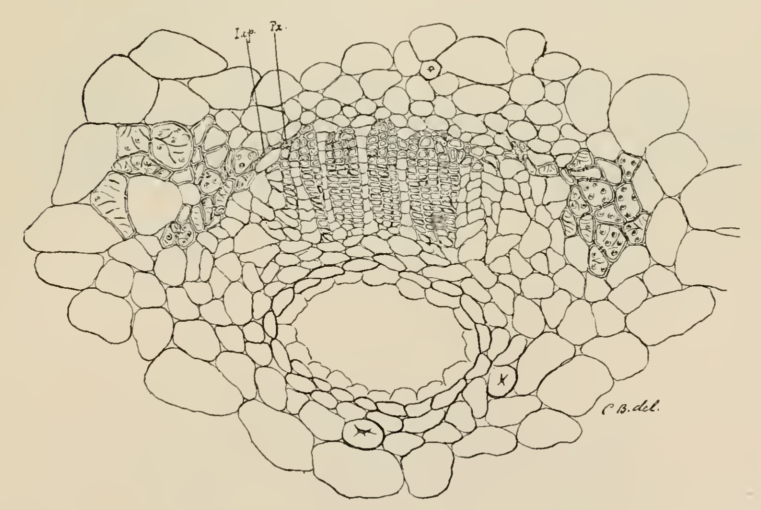


Fig. 51. *Torreya taxifolia.* Sommet d'une feuille âgée.

sente des spirales bien nettes et des aréoles très caractérisées (fig. 48). Il en est de même dans les feuilles âgées où le centripète prend une importance capitale avec des ponctuations aréolées et parfois, des épaississements spiralés (fig. 49—51). Les cellules

du protoxylème, près du centrifuge, ne peuvent être confondues avec celles du bois centripète. De la base au sommet d'une feuille (fig. 49—51), il semble bien qu'il y ait une accentuation

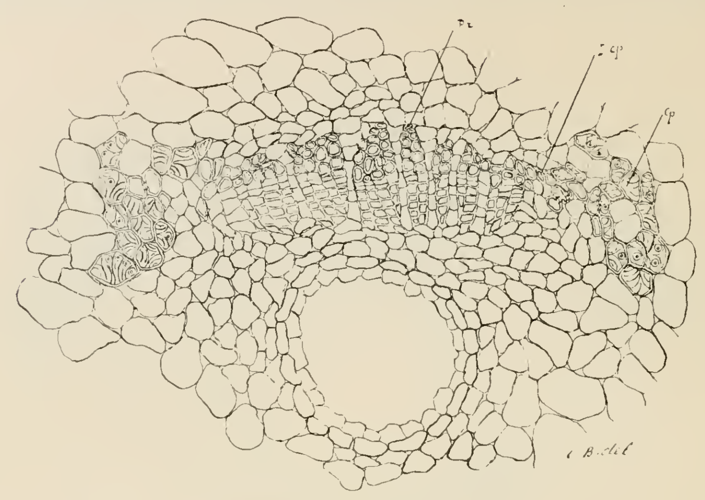


Fig. 52. *Torreya nucifera.* Sommet d'une feuille jeune.

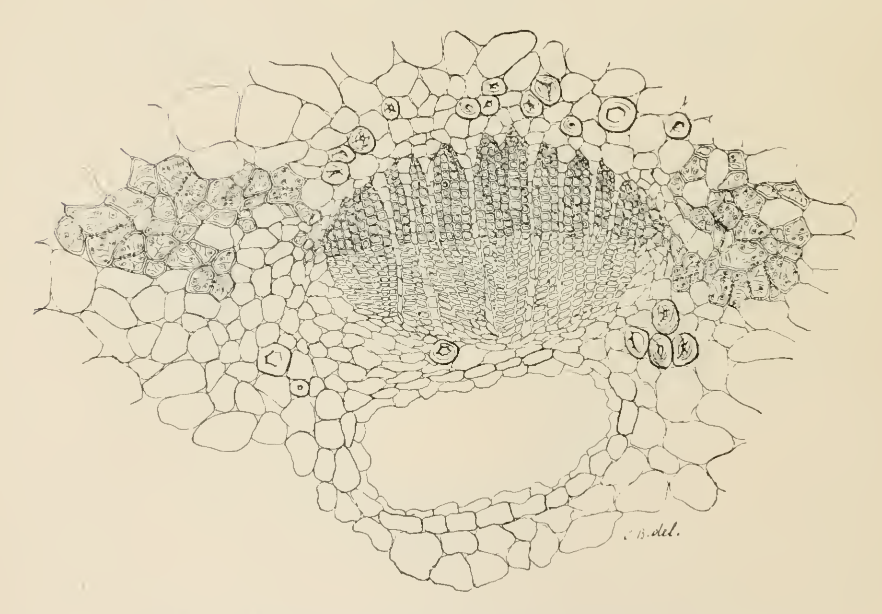


Fig. 53. *Torreya nucifera.* Sommet d'une feuille très âgée; énorme développement de Cp aréolé et spiralé.

du centripète et une réduction du centrifuge, mais cette réduction est loin d'être aussi apparente que dans les autres types décrits.

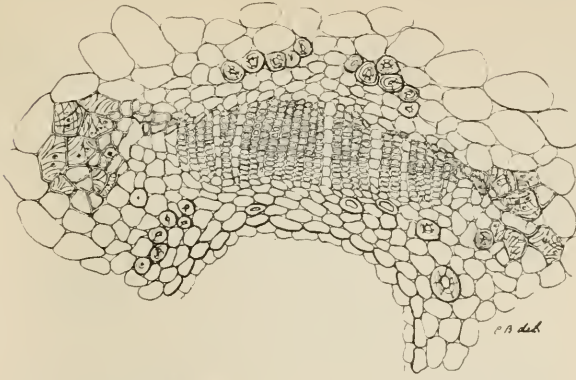


Fig. 54. *Torreya nucifera.* Base d'une feuille âgée.

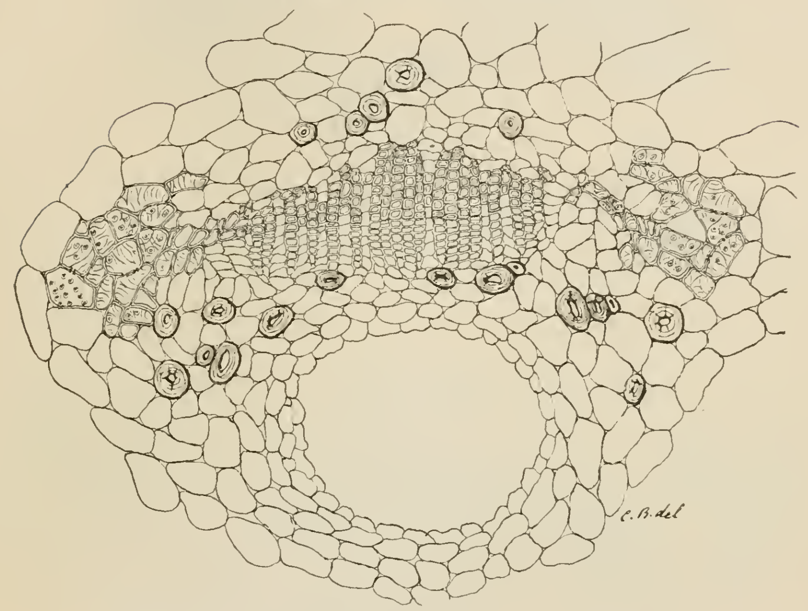


Fig. 55. *Torreya nucifera.* Milieu d'une feuille âgée.

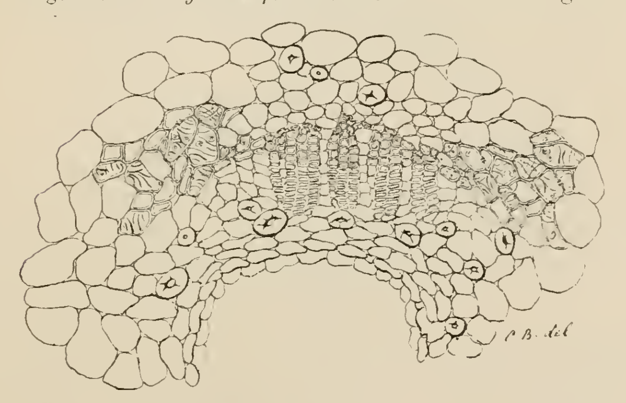


Fig. 56. *Torreya nucifera.* Sommet d'une feuille âgée.

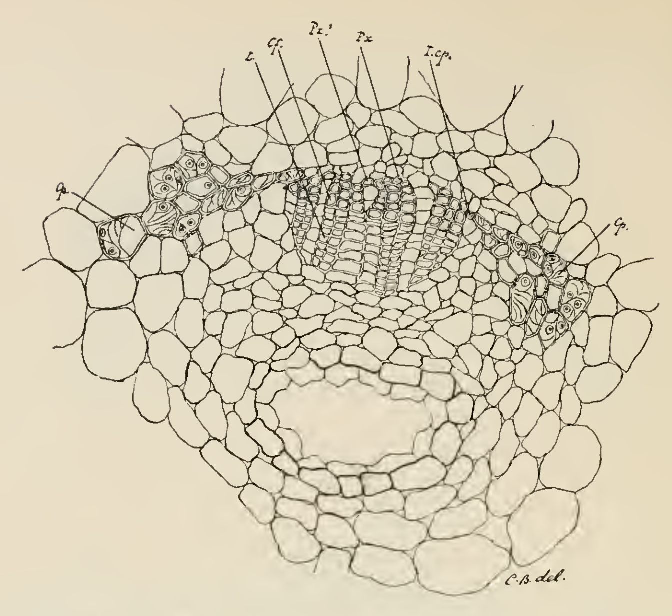


Fig. 57. *Torreya grandis.* Sommet d'une feuille. Pour Px¹, voir fig. 14.

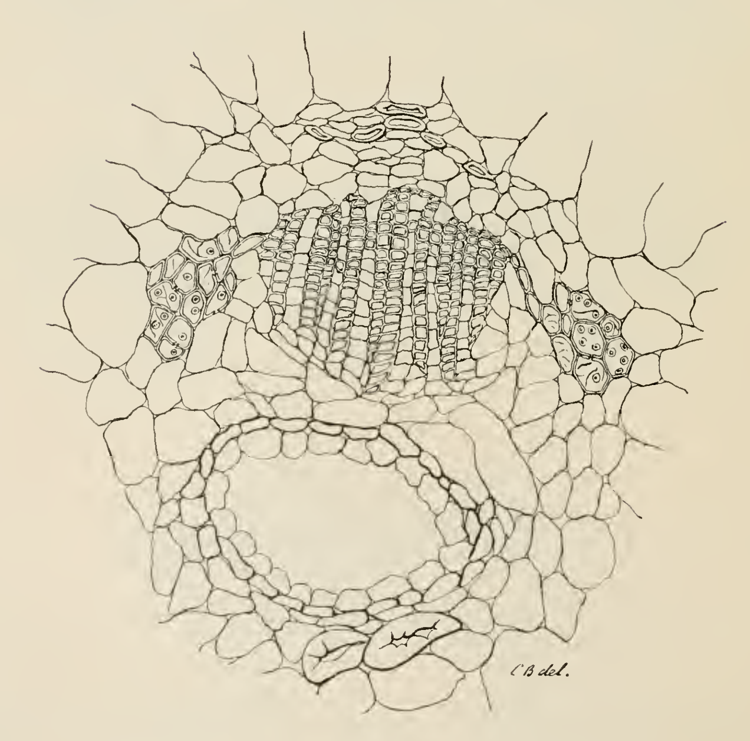


Fig. 58. *Torreya Humboldti.* Sommet d'une feuille.

T. nucifera, Sieb. et Zucc. Une feuille jeune (fig. 52), une feuille âgée (fig. 53), des coupes de le base au sommet d'une même feuille (fig. 54—56), m'ont donné des caractères identiques à ceux de l'espèce précédente. Il en est de même pour *T. grandis*, Fort, sauf peut-être que ses ponctuations aréolées sont plus grandes et moins nombreuses que dans les espèces précédentes,

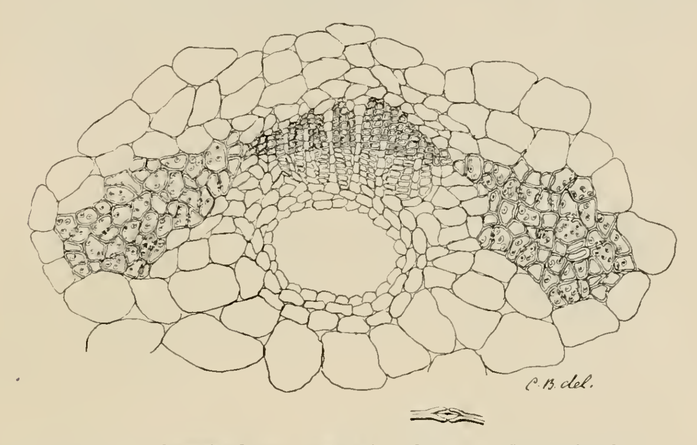


Fig. 59. *Cunninghamia sinensis.* Sommet d'une feuille. A droite j'ai représenté, plus fortement grossie, une ponctuation aréolée typique en coupe transversale.

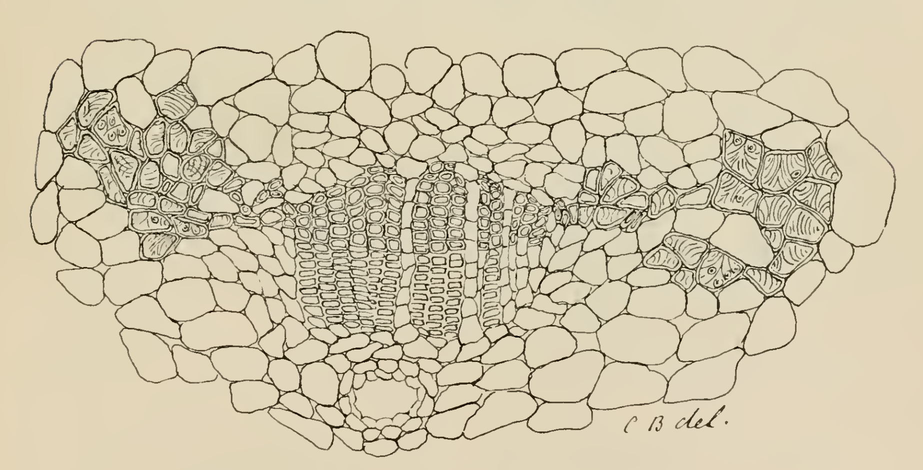


Fig. 60. *Saxegothaea conspicua.* Sommet d'une feuille.

ses épaississements en réseaux ou en spirales moins serrés, les cellules du centripète moins nombreuses. Un caractère que j'ai déjà signalé et qui peut être constaté aussi, quoique à un degré moindre chez les autres *Torreya*, c'est la courbure vers le phloème des ailes du centripète (fig. 57).

T. Humboldti, Lindl. et Gord., montre un centripète peu abondant (fig. 58), avec surtout des ponctuations aréolées. Ces

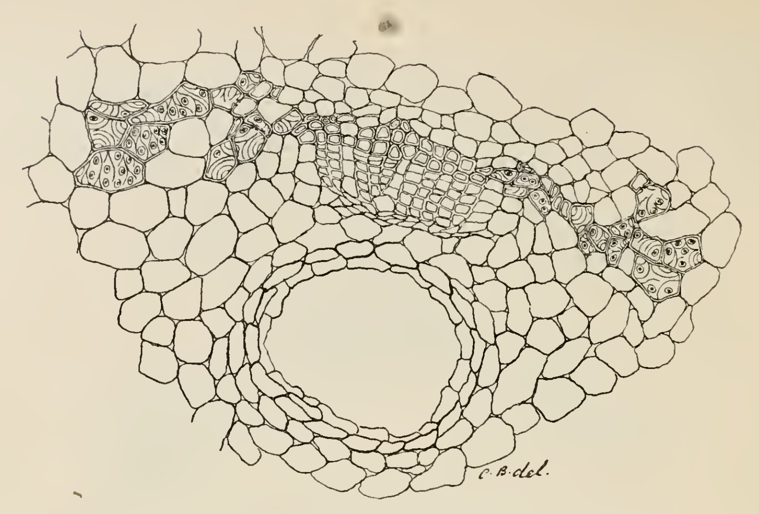


Fig. 61. *Tumion californica.* Sommet d'une feuille.

Px.
Cp.
Cf.
L.
Cp.
Hst.
C.B.del.

Fig. 62. *Agathis loranthifolia.* Base d'une feuille. Fort Cf; à peine apparition du Cp.

quelques différences n'ont selon moi pas grande importance, elles peuvent être des états divers de développement.

Cunninghamia. *C. sinensis*, R. Br. (fig. 59) est semblable aux *Torreya.* Le centripète est très développé surtout vers le sommet des feuilles, il n'a pas d'épaississements spiralés, mais des ponctuations aréolées très nombreuses et très nettes, comme en témoignent les détails que j'ai figurés.



Fig. 63. *Agathis loranthifolia.* Milieu d'une feuille. Accentuation du Cp. Diminution du Cf.

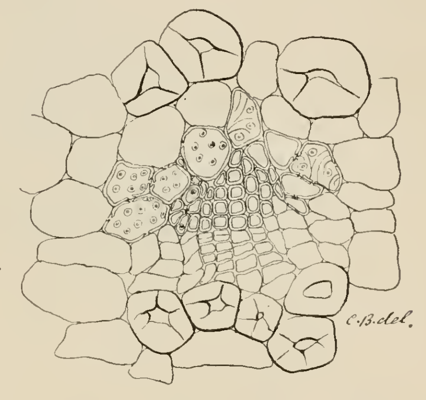


Fig. 64. *Agathis lorantifolia.* Milieu d'une feuille. Tendance du Cp à se disposer en arc de cercle.

Saxegothaea. *S. conspicua*, Lindl. (fig. 60). Très peu différent des *Torreya.* Centripète très développé, très peu d'aréoles, mais au contraire épaississements spiralés et réticulés très serrés.

Tumion. *T. californica* (fig. 61) avec ses aréoles et ses épaississements spiralés ressemble davantage encore à *Torreya.* Dans ces quatre genres, tous les autres détails concordent, et des coupes en séries montrent toujours, de la base au sommet des feuilles, une réduction — peu accentuée il est vrai — du centrifuge et une augmentation correspondante du centripète.

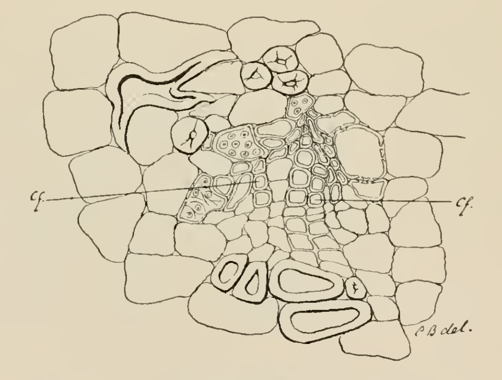


Fig. 65. *Agathis loranthifolia.* Milieu d'une feuille.

Agathis m'a fourni un excellent exemple de bois centripète. *A. Loranthifolia*, Salisb., possède des nervures parallèles qui courent dans un mésophylle de cellules isodiamétriques parenchymateuses. Dans ce mésophylle se rencontrent des fibres étoilées

qu'on pourrait, comme on l'a fait à propos de *Sciadopitys*, homologuer à l'hydrostéréome transversal de *Podocarpus*. A sa base un faisceau se présente avec un centrifuge très développé, composé de séries radiales séparées par des rayons médullaires. Le protoxylème est bien visible, mais non pas les cellules que

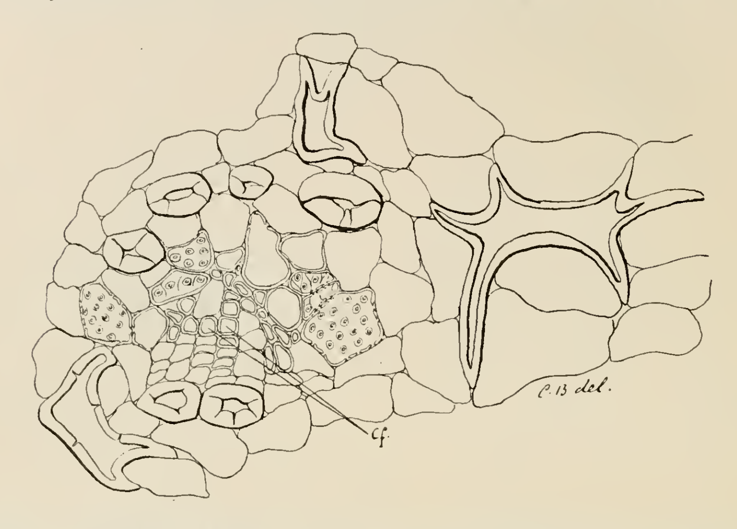


Fig. 66. *Agathis loranthifolia.* Sommet d'une feuille Cp en arc de cercle.

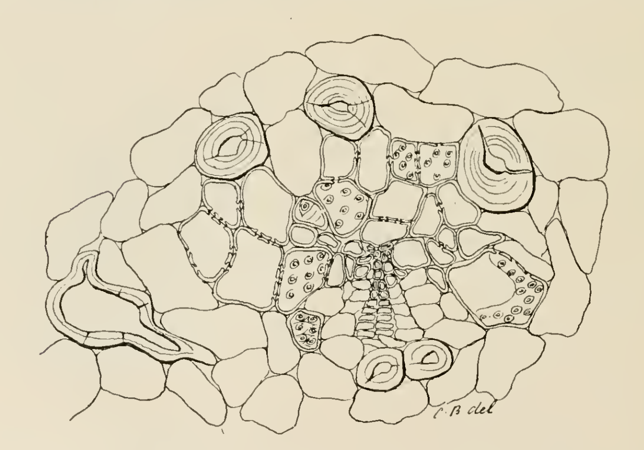


Fig. 67. *Agathis loranthifolia.* Sommet d'une feuille. Cp en arc de cercle. Cf très réduit.

Worsdell a décrites chez *Dammara sp.* sous le nom de xylème centripète.

Dès la base de la feuille, on peut voir quelques éléments en contact avec le protoxylème sur les côtés du faisceau (fig. 62). C'est l'apparition du centripète. Plus haut (fig. 63), vers le milieu de la feuille, le centrifuge, toujours assez développé, est accom-

pagné de centripète qui s'accentue très rapidement, se dispose un peu en arc de cercle vers le protoxylème, et dont les gros éléments aréolés de la périphérie forment une aile qui se

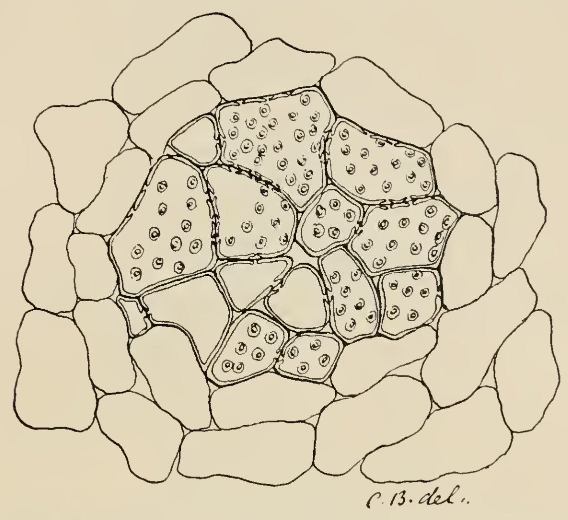


Fig. 68. *Agathis loranthifolia.* Sommet d'une nervure marginale. Cp seul présent.

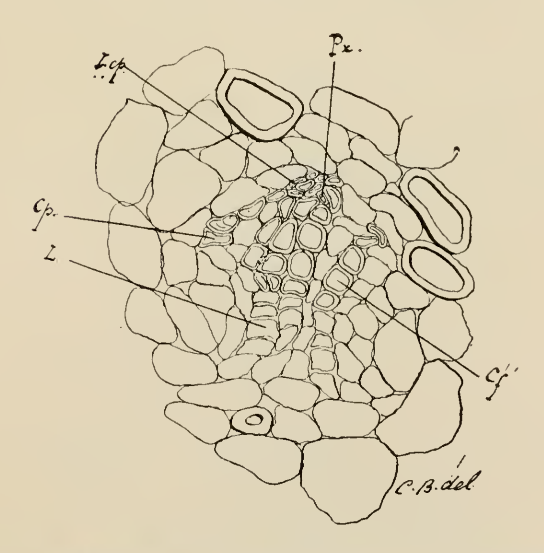


Fig. 69. *Agathis australis.* Base d'une feuille. Très peu de Cp.

recourbe vers le phloème. Ailleurs (fig. 64), l'arc est complet autour du protoxylème, et les éléments commencent à ajouter quelques spirales à leurs ponctuations aréolées. Le centripète (fig. 65) s'accentue de plus en plus à mesure que le centrifuge

diminue; vers le sommet de la feuille, le premier finit par être tout à fait prépondérant (fig. 66, 67), constituant un faisceau à

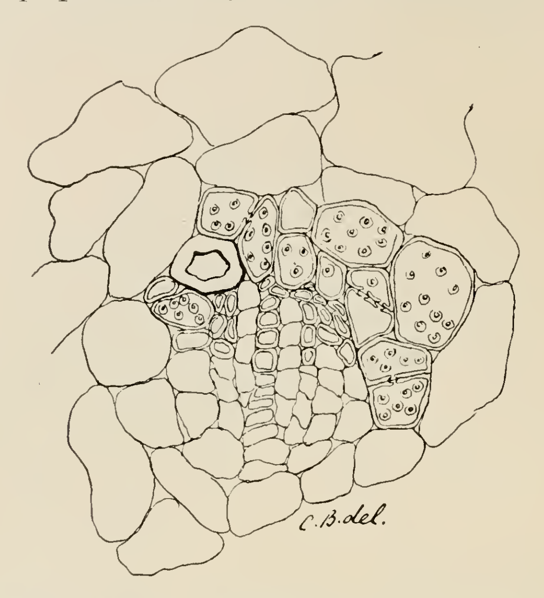


Fig. 70. *Agathis australis.* Milieu d'une feuille. Cp en arc de cercle.

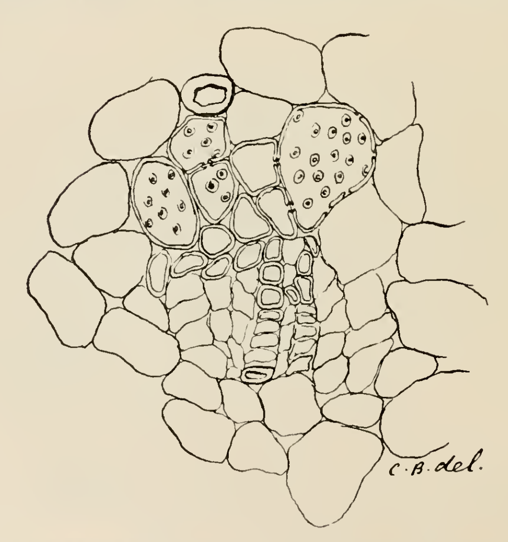


Fig. 71. *Agathis australis.* Sommet d'une feuille. Cp en arc de cercle. Cf réduit.

structure mésarche très nette. La courbure accentuée du centripète vers le phloème donne au faisceau une apparence bien particulière. Enfin, tout au sommet de la nervure (fig. 68), le centripète seul persiste.



Fig. 72. *Agathis australis.* Sommet d'une feuille. Cp en arc de cercle.

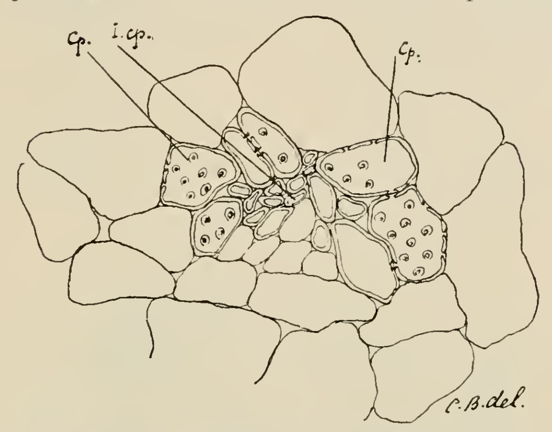


Fig. 73. *Agathis australis.* Terminaison d'une nervure. Cp en arc de cercle seul présent. Initiales. Aréoles.

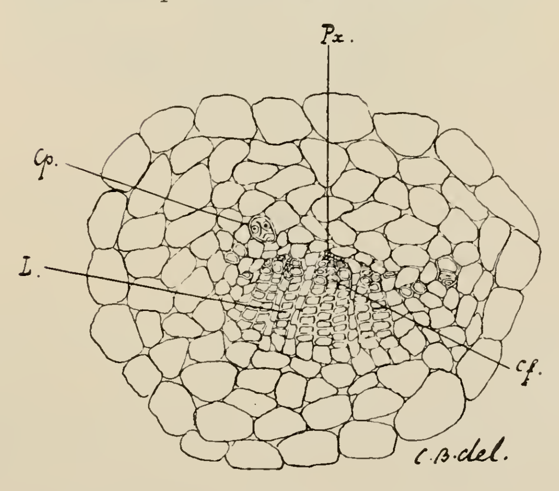


Fig. 74. *Sciadopitys verticillata.* Sommet d'une feuille très jeune. Apparition du Cp.

A. australis, Steud. Les mêmes observations peuvent être faites pour cette espèce: à la base du faisceau (fig. 69), fort centrifuge, faible centripète à petits éléments bien caractérisés par des épaississements spiralés. Plus haut, accentuation du centripète et disposition typique en arc de cercle (fig. 70). Vers le sommet enfin (fig. 71, 72), cette situation respective des éléments

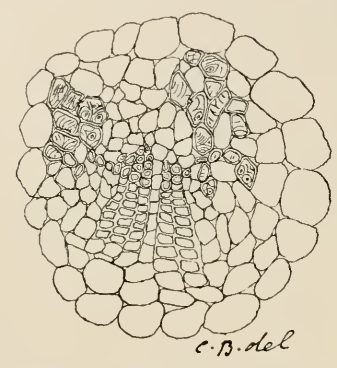


Fig. 75. *Sciadopitys verticillata.* Sommet d'une feuille jeune. Accentuation et courbure du Cp.

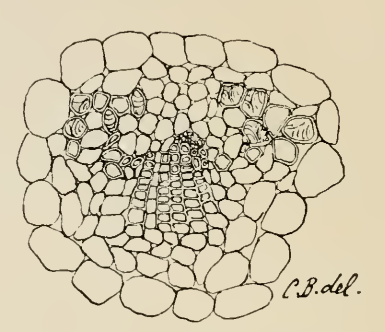


Fig. 76. *Sciadopitys verticillata.* Comme 75.

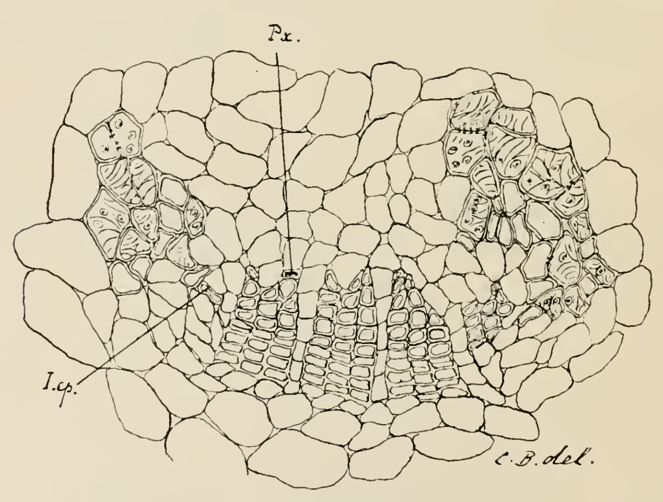


Fig. 77. *Sciadopitys verticillata.* Sommet d'une feuille assez jeune. Fort dével. et courbure du Cp.

s'affirme encore jusqu'à ce que l'arc de cercle du centripète seul persiste (fig. 73), avec ses initiales petites et ses grandes cellules aréolées à la périphérie.

C'est donc à tort que Worsdell a décrit chez *Dammara sp.* un „tissu de transfusion" situé aux côtés du protoxylème, et dont les éléments sont très différents des trachéides du „xylème centripète" qui limitent le côté ventral du protoxylème.

Sciadopitys. *S. verticillata*, Sieb. et Zucc. sera vite décrit, car il n'apporte pas grand'chose de nouveau à nos connaissances. Les fibres étoilées du mésophylle ont été homologuées aux cellules de l'hydrostéréome. On sait que les botanistes se sont divisés sur le fait de savoir si les appendices assimilateurs de cette plante sont des feuilles ou des cladodes. Je n'ai pas porté mes recherches dans cette direction, et je ne puis prendre

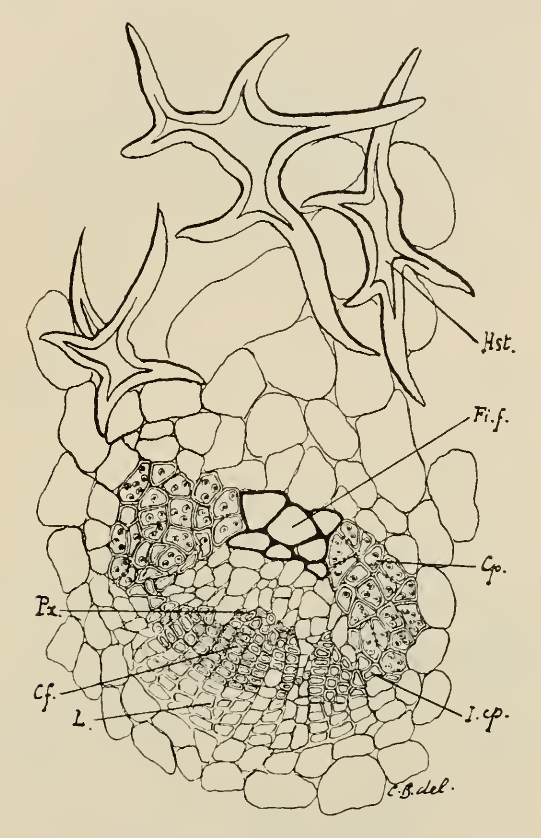


Fig. 78. *Sciadopitys verticillata.* Sommet d'une feuille âgée. Cp très développé; ses deux ailes, recourbées et rapprochées, sont séparées encore par les cellules sclérifiées Fi. f. Dans le mésophylle, des fibres étoilées Hst correspondent à l'hydrostéréome transversal.

parti dans cette question. Je veux seulement rappeler que H. v. Mohl, s'appuyant sur la présence du „tissu de transfusion" chez *Sciadopitys* pour affirmer que ses organes assimilateurs sont des feuilles, ignorait qu'un tissu analogue se rencontre chez les vrais cladodes de *Phyllocladus.* J'ai pu suivre chez *Sciadopitys* tout le développement du bois centripète dans des feuilles à divers âges, et c'est de cette étude que j'ai conclu qu'il est nécessaire d'examiner surtout les feuilles définitives, âgées, pour se faire une idée correcte du centripète, lequel, dans le même indi-

vidu, et selon l'âge des feuilles, peut subir d'importantes variations.

Dans une feuille très jeune, le centrifuge bien développé a, sur ses côtés, quelques éléments petits de centripète, avec déjà

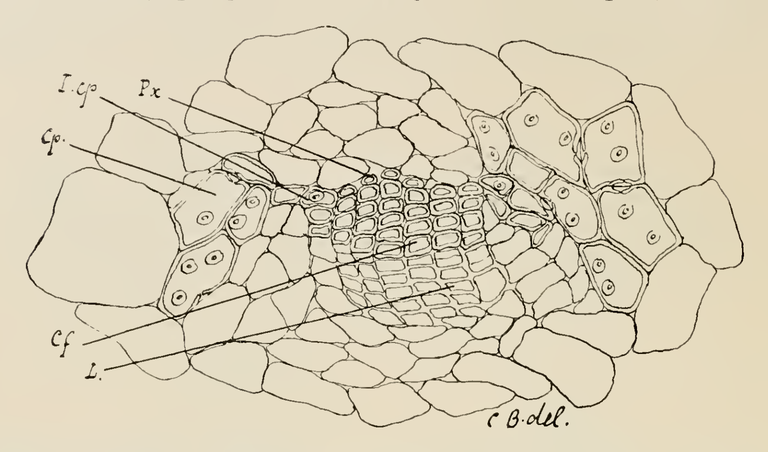


Fig. 79. *Fitzroya californica.* Sommet d'une feuille abiétoïde. Grandes cellules de Cp avec grandes ponctuations aréolées.

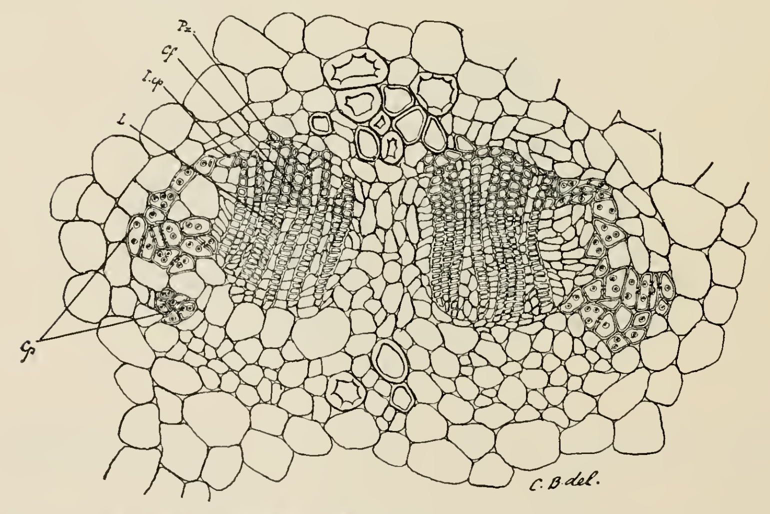


Fig. 80. *Abies Nordmanniana.* Milieu d'une feuille. Courbure du Cp vers le phloème.

les ponctuations aréolées et les spirales caractéristiques (fig. 74). Les fig. 75, 76, qui représentent les deux faisceaux d'une autre feuille très jeune, témoignent d'une accentuation manifeste du centripète avec ses spirales et ses rares aréoles. Ici déjà, mais surtout dans la fig. 77 et dans les feuilles âgées, se manifeste une courbure très nette des ailes de centripète au-dessus du centrifuge.

Les feuilles âgées (fig. 78) accentuent la courbure du centripète; les deux ailes se rapprochent l'une de l'autre, mais ne se rejoignent pas. J'ai indiqué par des traits forts un groupe de

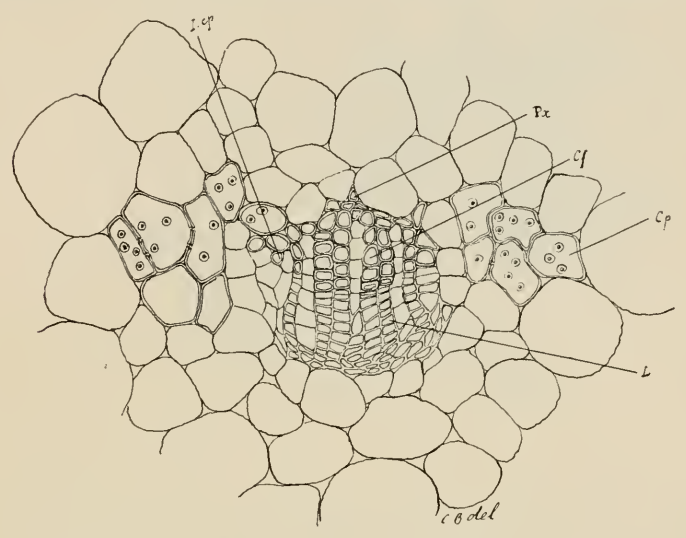


Fig. 81. *Cryptomeria elegans.* Cp aréolé en deux ailes.

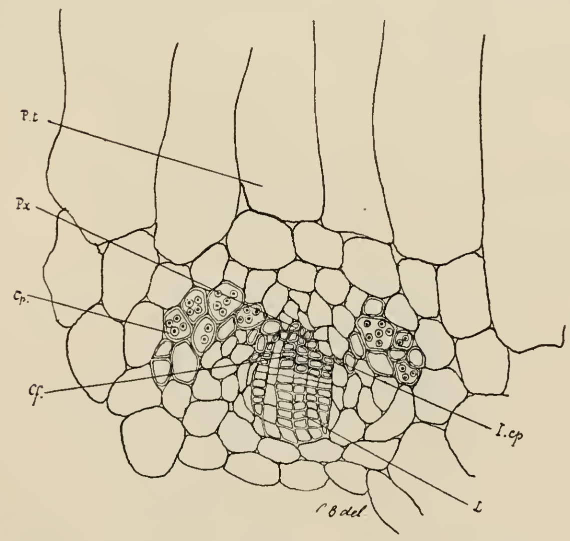


Fig. 82. *Cryptomeria japonica.* Des cellules du mésophylle P.t sont allongées au-dessus du faisceau jusqu'à la marge.

cellules sclérifiées, très nettement colorées en orangé-brunâtre par le réactif genevois, et qui ne sauraient être confondues avec du bois centripète. Des cellules de parenchyme séparent ces scléréides et les extrémités des ailes de centripète, du protoxylème,

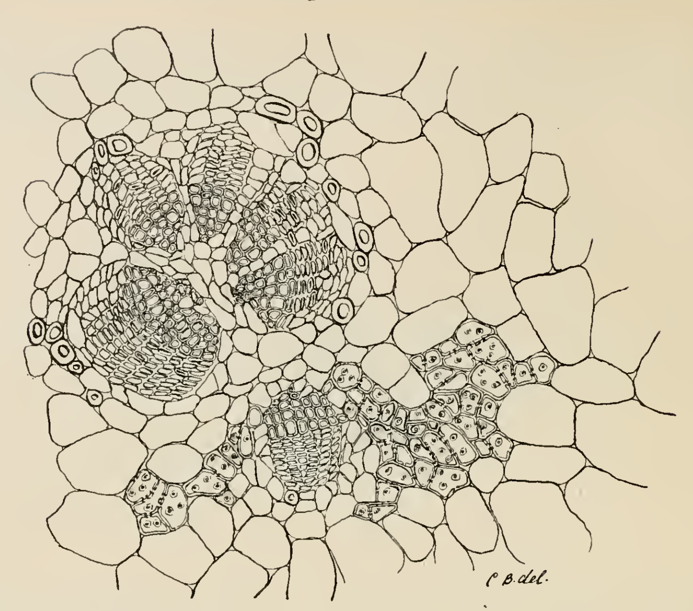


Fig. 83. *Sequoia gigantea.* Coupe d'une tige. Cylindre central. Trace foliaire avec fort Cp.

lequel n'offre rien de particulier. Chez les feuilles âgées, le centripète est plus généralement aréolé; les épaississements spiralés ou quelquefois réticulés ne se rencontrent plus que dans quelques

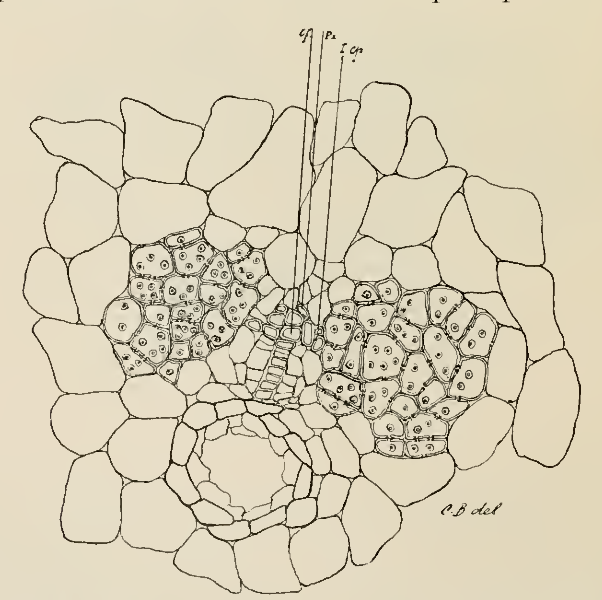


Fig. 84. *Sequoia gigantea.* Faisceau d'une feuille. Cf réduit, énorme développement du Cp en 2 ailes.

cellules. Mes dessins relèveront sans qu'il soit besoin d'insister, l'erreur de Scheit qui affirmait une grande analogie entre les dispositions de *Sciadopitys* et de *Ginkgo*.

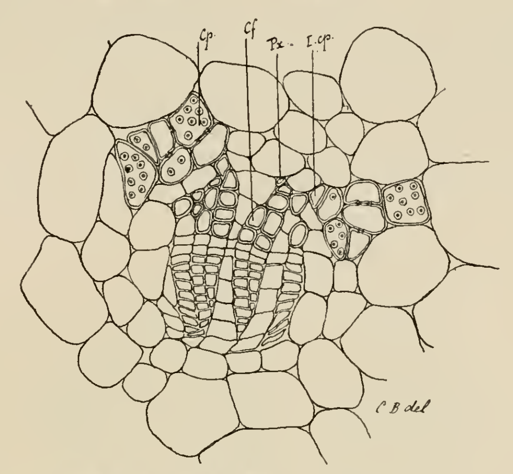


Fig. 85. *Araucaria brasiliana.* Deux ailes de Cp aréolé.

J'ai à considérer encore quelques types que je n'étudierai pas en détail dans le présent travail, mais dont il sera bon de dire un mot pour appuyer certains points que j'ai signalés:

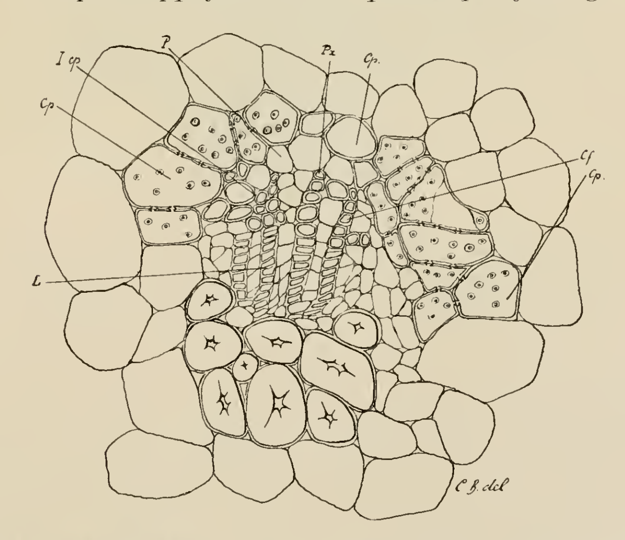


Fig. 86. *Araucaria bidwillii.* Le Cp se recourbe vers le xylème, en formant un arc de cercle séparé du protoxylème par le parenchyme P.

Fitzroya californica (fig. 79). Les feuilles cupressoïdes de cette plante étaient très différentes des feuilles abiétoïdes. Dans ces dernières, le centripète s'attachait au protoxylème par de

petits éléments; les grandes cellules périphériques avaient de très grandes et peu nombreuses ponctuations aréolées.

J'ai indiqué la tendance du centripète à se recourber vers le liber. Un bon exemple de ce fait m'a été offert par *Abies Nordmanniana*, Spach. (fig. 80). Je n'insiste pas davantage sur la disposition et les caractères du centripète de cette plante, les *Abies* et les *Pinus* méritent, comme je l'ai déjà dit, une étude spéciale.

Cryptomeria elegans (fig. 81) et *C. japonica*, D. Don. (fig. 82) présentent des centripètes intéressants, dont les initiales sont très nettes, près du protoxylème, et dont les grands éléments s'en

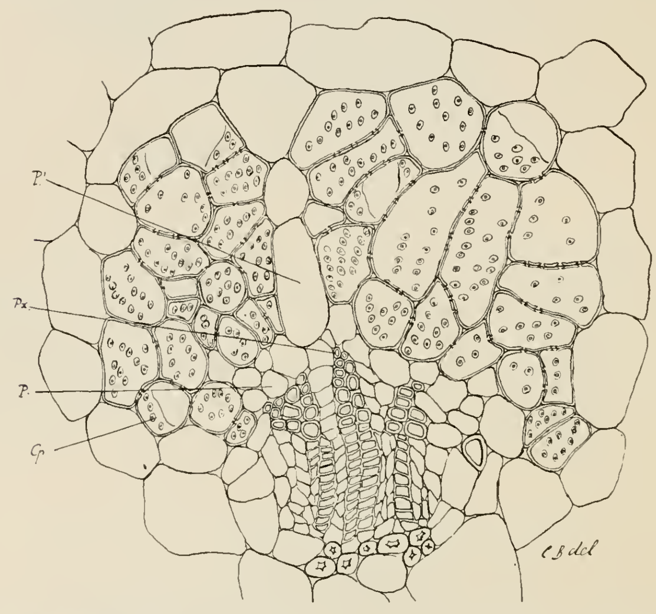


Fig. 87. *Araucaria Cookii.* Cp énorme. Un rayon de parenchyme P^1 sépare encore les deux ailes très développées du Cp; du parenchyme P sépare aussi Cp du protoxylème. Initiales peu caractérisées.

vont latéralement, présentant des ponctuations aréolées assez grandes et très caractérisées.

Sequoia gigantea, Lindl. Les éléments vasculaires de la tige sont complètement dépourvus de centripète. Mais, à peine les traces vasculaires s'en sont-elles détachées pour aller dans les feuilles, qu'on voit le centrifuge être accompagné latéralement de deux ailes très développées de centripète à initiales très nettes et à grands éléments aréolés (fig. 83). Dans la feuille elle-même, le centrifuge est très réduit, et, par rapport à lui, le centripète a pris l'énorme développement que Worsdell a déjà signalé (fig. 84). Les initiales du centripète s'attachent latéralement au centrifuge et les gros éléments ne sont pourvus que de ponctuations aréolées.

Je ne m'arrêterai qu'en passant aux *Araucaria*, type très modifié dans certaines de ses espèces, et qui mérite, au même titre que les *Abies* et les *Pinus*, une étude détaillée.

A. brasiliana A. Rich. (fig. 85) présente un centripète tout à fait typique, à petites initiales près du protoxylème et à grands éléments aréolés périphériques. J'attire l'attention sur le fait que le centripète tend à se recourber dans la direction du xylème. Ce caractère s'accentuera chez les autres espèces, et il est important de le signaler, car il pourrait fausser l'interprétation.

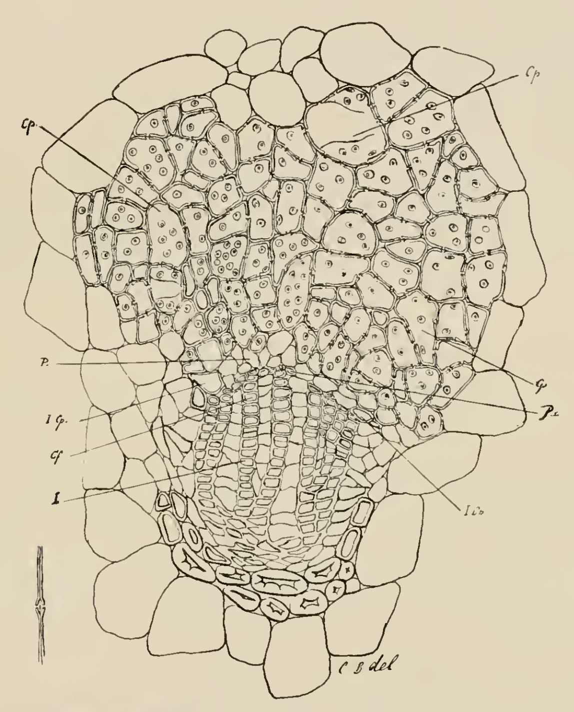


Fig. 88. *Araucaria imbricata.* Enorme Cp aréolé séparé du Px par du parenchyme P. Initiales. Les 2 ailes du Cp sont réunies.

A. Bidwillii, Hook. (fig. 86). Le caractère de recourbement du centripète est plus accentué et tend à lui donner une disposition en arc de cercle qui n'est pas celle, typique, que nous avons signalée à propos d'autres genres, et où les initiales elles-mêmes sont disposées en arc de cercle; c'est au contraire ici un caractère acquis, fonctionnel, indiqué déjà, mais à un moindre degré, chez *Sciadopitys*.

A. Cookii, R. Br. (fig. 87) accentue le développement du centripète qui, ici, ne laisse pas voir nettement ses initiales. Mais la disposition en deux ailes est encore décelée pas la présence d'une série de parenchyme qui les sépare.

Ce caractère ne pourra plus se retrouver chez *A. imbricata*, Pav. (fig. 88), où les initiales sont, à la rigueur, encore visibles, mais où le centripète s'est développé en arc de cercle énormément accru, présentant le développement le plus fort qu'il m'ait été donné de rencontrer chez les *Conifères*. Cet énorme tissu aréolé a certainement été modifié ici en vue d'une fonction de conduction. On pourrait en dire autant chez les *Pinus* et ailleurs, et il ne faudra pas se baser sur ces types trop adaptés pour tirer des conclusions d'origine. Une remarque s'impose encore: Le bois centripète d'*A. imbricata* a ses initiales s'attachant aux côtés du protoxylème; la disposition en arc de cercle ne doit pas être considérée ici comme typique, puisqu'une couche de parenchyme sépare ce protoxylème du centripète. J'ai relevé un caractère semblable chez les autres *Araucaria* et j'ai rappelé à ce propos leur rapport avec *Sciadopitys*. Je répète du reste que tous les détails de ces genres modifiés: *Pinus*, *Araucaria*, *Abies*, etc., ne peuvent être élucidés que par une étude très approfondie de coupes en séries dès l'origine de la trace foliaire.

J'ai indiqué dans la fig. 88 une ponctuation aréolée très typique.

Conclusions.

Des observations que je viens d'exposer, je puis tirer les conclusions suivantes:

I. Le „tissu de transfusion“ des auteurs n'est autre chose que le „bois centripète“ que l'on trouve avec tous les passages des *Cycadées* aux *Pinus*.

II. Ce bois centripète peut être modifié dans un but fonctionnel; il peut être adapté à la conduction des sucs, par suite de l'absence de ramifications, et son origine sera difficile à saisir dans les types très modifiés. Mais dans les individus ayant conservé davantage leurs caractères ancestraux, l'origine sera évidente et le caractère mésarche des faisceaux sera très apparent.

III. Les *Conifères* sont donc des „diploxylées“ au même titre que les *Cycadées*, mais leur bois centripète accentue la réduction qui se manifeste déjà dans toute la série des *Cryptogames* supérieurs, notamment chez les fossiles.

IV. Chez *Podocarpus* et *Cycas*, le „parenchyme transversal“ des auteurs („tissu de transfusion accessoire“ de Worsdell) qui peut, physiologiquement, être la continuation du bois centripète et qui, par l'analogie des éléments, peut, surtout chez *Cycas*, être l'occasion d'erreurs, joue plus souvent le rôle de soutien et doit être absolument séparé du centripète au point de vue morphologique. Les ressemblances entre les deux tissus ne proviennent, comme je l'ai rappelé à plusieurs reprises, que de fonctions identiques. Pour éviter

une regrettable confusion de termes, j'ai proposé d'appeler le „parenchyme transversal“ des auteurs „Hydrostéréome transversal“.

V. Les initiales ayant le plus de valeur pour définir un tissu, le caractère le plus important du bois centripète sera la présence des petits éléments situés contre le protoxylème; ces éléments passent en deux ailes latérales jusqu'à des cellules lignifiées, plus grandes, aréolées, spiralées ou réticulées.

VI. Ce caractère sera parfois si évident que, chez les types les moins modifiés, et surtout à l'extrémité des nervures, la disposition en arc de cercle, typique pour les *Cycadées*, pourra se retrouver.

VII. Dans les types très modifiés, il est vraisemblable que l'origine du centripète sera constatée identique à celle des types moins anormaux, par l'observation de coupes en séries ou par l'examen de divers organes: cotylédons, feuilles très jeunes, peut-être écailles des cônes.

Bibliographie.

1. de Bary. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig, 1877.
2. Berthold. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Coniferenblätter. Dissertation. Breslau. 1875.
3. Bertrand. Anat. des Gnétacées et des Conifères. (Ann. Sc. nat., Bot. Ve Série. Vol. 20. p. 5. Paris, 1874.)
4. Boodle and Worsdell. On the comparative anatomy of the Casuarineae, with special reference to the Gnetaceae and Cupuliferae. (Ann. of Bot. Vol. VIII. p. 230. London, 1894.)
5. Brongniart. Observ. sur la structure int. du Sigillaria elegans, comparée à celle des Lepidodendron et des Stigmaria et à celle des végétaux vivants. (Arch. Mus. hist. nat. I. p. 404. Paris, 1839.)
6. Chodat. Procédé de double coloration pour les tissus végétaux. (Arch. des Sc. phys. et nat.. IIIe période. Vol. XXV. p. 465 (Ref. in Just's Jahresber. XX. p. 564). Genève, 1891).
7. — Contribution à l'étude des anomalies du bois (Atti d. Congresso bot. intern. di Genova. p. 144. Gênes, 1893).
8. Daguillon. Sur le polymorphisme foliaire des Abiétinées. (Comptes rendus. Vol. 108. Paris, 1889.)
9. — Recherches morphologiques sur les feuilles de Conifères. (Revue scientifique. Vol. 46. p. 277. Paris, 1890.)
10. — Recherches sur les feuilles de Conifères. (Rev. gén. de Bot. Vol. II. p. 154. Paris, 1890.)

11. Engler und Prantl. (Prantl.) Cycadeae. Anatomische Verhältnisse. Die natürl. Pflanzenfam. Teil. II. Abt. 1. p. 10. Leipzig, 1889.
12. — (Prantl.) Coniferae. Anatomische Verhältnisse. Die natürliche Pflzfam. Teil. II. Abt. 1. p. 37. Leipzig, 1889.
13. — (Potonié.) Paleobotanik: Cycadofilices. Medullosae. Cycadoxyleae. Die natürl. Pflzfam. Teil. I. Abt. 4. pp. 780. 791. 793. Leipzig, 1901.
14. Frank. Beitr. zur Kenntn. d. Gefäßbündel. (Bot. Zeit. Jhrg. XXII. p. 149. Leipzig. 1864.)
15. Gowan et Seward. Voir Seward. London. 1900.
16. Haberlandt. Physiologische Pflanzenanatomie. 1re éd. p. 242. Leipzig, 1884.
17. — Vergl. Anat. des assim. Gewebesystems d. Pflzen. (Pringsheim's Jahrb. Vol. XIII. Cahier 1. Leipzig, 1874.)
18. Hartig. Lehrbuch d. Pflzenkunde. Vollständige Naturgeschichte der förstl. Kulturpfl. Deutschlands. (Voir Bot. Zeit. IX. p. 11. Berlin, 1851.)
19. Karsten. Die Vegetationsorgane d. Palmen. (Abh. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Séances de 1847. Berlin, 1849.)
20. Kraus. Über den Bau d. Cycadeenfiedern. (Pringsheim's Jahrb. Vol. IV. Heft 3. p. 305. Leipzig, 1865.)
21. Lazarski. Beitr. zur vergl. Anat. d. Blätter einiger Cupressineen. (Zeitsch. des allg. österr. Apoth.-Vereins. Jhrg. XVIII. Wien, 1880.)
22. Lecomte. Sur quelques points de l' Anat. de la tige et de la feuille des Casuarinées. (Bull. soc. bot. de France. Vol. XXXIII. (2e Série. Vol. VIII). p. 311. Paris, 1886.)
23. Lignier. La nervation taeniopteridée des folioles de Cycas et le tissu de transfusion. (Bull. soc. Linnéenne de Normandie. 4e série. Vol 6. p. 65. 1892.)
24. — La nervation des Cycadées est dichotomique. (Ass. fr. pour l'avancement des Sc. Congrès de Caen. 1894.)
25. Loew. De Casuar. caul. fol. evol. et structura. Berlin. 1865.
26. Mahlert. Beitr. z. Kenntniss d. Anat. d. Laubblätter d. Coniferen. (Bot. Centrbl. XXIV. p. 54. Cassel. 1885.)
27. Mettenius. Beitr. z. Anat. d. Cycadeen. (Abh. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wiss. VII. p. 567. 1860.)
28. v. Mohl. Über den Bau des Cycadeenstammes und sein Verhältniss zu dem Stamme d. Coniferen und Baumfarne. (Denkschr. d. k. bayer. Akad. d. Wiss. Vol. X. p. 400. München, 1832.)
29. — Morphol. Betrachtung d. Blätter in Sciadopitys. (Bot. Zeit. XXIX. p. 1. Leipzig, 1871.)
30. Nobre. Recherches histologiques sur Podocarpus. (Bol. Soc. Bot. VII. p. 115. 1889.)
31. Potonié. Über die Zusammensetzung d. Leitbündel bei den Gefäßcryptogamen. (Jahrbuch d. kgl. bot. Gartens und bot. Museums zu Berlin. II. p. 233. Berlin, 1883.)
32. — Aus der Anat. lebender Pteridophyten und von Cycas revoluta. Berlin. 1887.
33. — Voir Engler et Prantl. Pflanzenfam. Leipzig. 1901.
34. — Ein Blick in die Geschichte d. botan. Morphologie, und die Pericaulom-Theorie (Erweiterter Abdruck aus d. naturw. Wochenschr. XVIII). Jena, 1903.
35. Prantl. Voir Engler et Prantl. Coniferae, Cycadeae. Leipzig. 1889.
36. Rothert. Über parenchymatische Tracheiden. (Ber. d. d. bot. Ges. XVI. p. 275. Berlin. 1899.)

37. Sachs. Lehrbuch d. Botanik. IIe, IIIe, IVe éditions. Leipzig, 1870, 1873, 1874.

38. — Traité de Botanique traduit et annoté d'après la 3e édition allemande par V. Tieghem. Paris, 1874.

39. Scheit. Die Tracheidensäume d. Blattbündel d. Coniferen. (Jenaische Zeitschr. für med. Naturwiss. Ges. XVI. p. 615. Jena, 1883.)

40. Scott. Studies in fossil Botany. London, 1900.

41. Seward et Gowan. The Maidenhair-Tree. (Ginkgo biloba. L.) (Ann. of Bot. Vol. XIV. p. 109. London, 1900.)

42. Solms-Laubach. Einleitung in die Paleophytologie. Leipzig, 1887.

43. Strasburger. Das botanische Practicum. Jena, 1887.

44. — Leitungsbahnen. Jena, 1891.

45. Thomas. Zur vergl. Anat. d. Coniferen-Laubblätter. (Pringsheim's Jahrb. IV. Heft 1. Leipzig, 1864.)

46. Van Tieghem. Voir Sachs. Paris, 1874.

47. — Sur le second bois primaire de la racine. (Bull. soc. bot. de France. Vol. 34 (Série, 2 Vol. 9). Paris, 1887.)

48. — Structure et affinités des Abies et des genres les plus voisins. (Bull. soc. bot. de France. Vol. 38. p. 406. Paris, 1891.)

49. — Structure et affinités du Stachycarpus, genre nouveau de la famille des Conifères. (Bull. soc. bot. de France. Vol. 38. (Série 2e Vol. 13). p. 162. Paris, 1891.)

50. — Structure et affinités du Cephalotaxus. (Bull. soc. bot. de France. Vol. 38. p. 185. Paris, 1891.)

51. — Traité de Botanique. 2e édition. Paris, 1891.

52. — Sur les tubes criblés extralibériens et les faisceaux extraligneux. (Journal de Bot. Vol. V. p. 117. Paris. 1891.)

53. Vetters. Die Blattstiele d. Cycadeen. Dissertation. Leipzig, 1884.

54. Wettstein. Verwertung des anat. Blattbaues für die systemat. Unterscheidung d. einheim. Coniferen. (Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. 13. Oct. Wien, 1887.)

55. Worsdell et Boodle. Voir Boodle. London, 1894.

56. Worsdell. On Transfusion-tissue, its origin and function in the leaves of Gymnospermous Plants. (Trans. Linn. Soc. (2) V. p. 301. Read 4 nov. London, 1897.)

57. — On the origin of Transfusion-Tissue in the Leaves of Gymnospermous Plants. (Journ. of the Linnean Society. Bot. Vol. XXXIII. p. 118. London, 1897.)

58. Zimmermann. Über das Transfusionsgewebe. (Flora. Nr. 1. Marburg, 1880.)

Explication de la Planche.

Fig. 1. Coupe transversale par une feuille de *Torreya nucifera* traitée par le Réactif genevois: Mésophylle rose, phloème rouge, fibres d'un jaune-orangé, bois centrifuge jaune-paille, bois centripète et protoxylème jaunes un peu orangés.

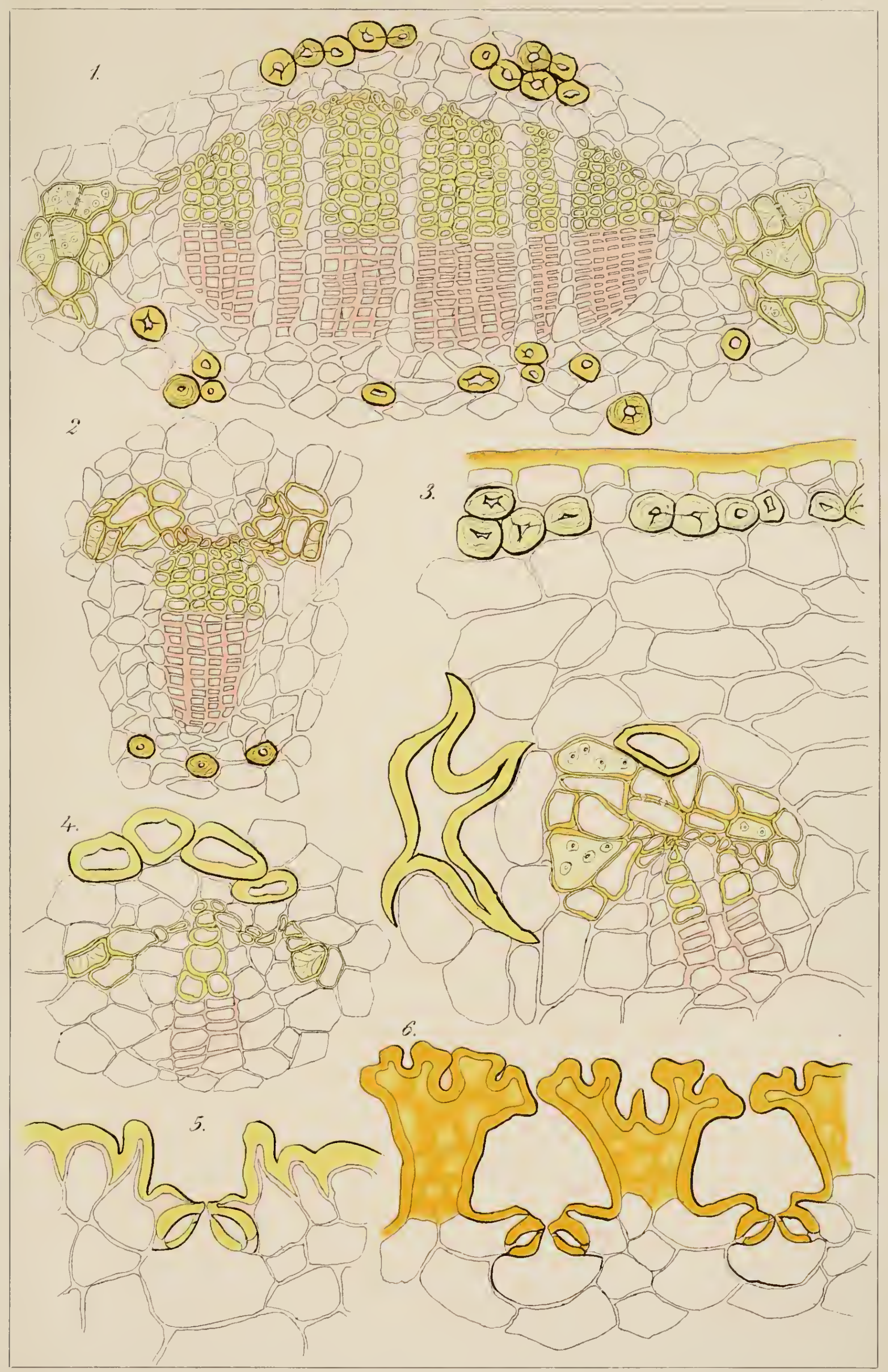
Fig. 2. Faisceau de *Phyllocladus trichomanoides*. Comme ci-dessus.

Fig. 3. Coupe dans une feuille d'*Agathis australis*. Bois centrifuge jaune-paille. Centripète et protoxylème jaunes un peu orangés. Fibres jaunes, hypoderme sclérifié très faiblement jaune. Cuticule d'un jaune-orangé très vif. Parenchyme rose, phloème rouge.

Fig. 4. Faisceau de *Ginkgo biloba*. Comme la Fig. 1.

Fig. 5. Stomate d'*Agathis australis*. Parenchyme rose; cellules épidermiques et stomatiques avec forte cuticule jaune.

Fig. 6. Stomates de *Torreya nucifera*. Comme ci-dessus.



C. Bernard, del. Verlag von Gustav Fischer, Jena. P. Weise, Lith., Jena.



Druck von Gebauer-Schwetschke Druckerei u. Verlag m. b. H., Halle a. S.

Beihefte
zum
Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben
von
Prof. Dr. Oscar Uhlworm in Berlin und **Prof. Dr. F. G. Kohl** in Marburg.

Band XVII. — Heft 3.
Mit 5 Tafeln und 29 Abbildungen im Text.

Inhalt:



Jena
Verlag von Gustav Fischer.
1904.

Mitteilung aus dem botanischen Institut der Universität zu Stockholm.

Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen.

Eine physiologisch-biologische und pflanzengeographische Studie.

Von

Henrik Hesselman-Stockholm.

Mit Tafel IV—VIII und 29 Abbildungen im Text.

Vorwort.

Die vorliegende Abhandlung stützt sich auf Studien, die vornehmlich in den Sommern 1895, sowie 1899, 1900 und 1901 gemacht worden sind. Noch einige Beobachtungen sind in den Sommern 1902 und 1903 hinzugekommen, besonders wurden da photographische Aufnahmen gemacht, von welchen hier einige publiziert werden.

Die meisten und wichtigsten Studien sind auf der Insel Skabbholmen gemacht; dieselbe gehört zu Lidö im Kirchspiel Vätö im östlichsten Teil von Uppland. Diese Insel ist durch viele größere und kleinere Inseln gegen die Winde vom Meere her geschützt und liegt in der Zone, die Häyrén (I) als die zweite Längszone in den östlichen finnischen Scheeren bezeichnet.

Im Sommer 1895 wurden hauptsächlich physiognomische Studien gemacht, in den Sommern 1899, 1900 und 1901 sind die meisten physiologischen und biologischen Untersuchungen ausgeführt worden.

Bei diesen Studien habe ich von vielen Seiten Unterstützung durch Stipendien und Anschläge erhalten, nämlich von der Universität zu Uppsala durch Knigges Stipendium, zwei Jahre habe ich von der königl. schwed. Akademie der Wissenschaften Geldmittel erhalten, und vor allem hat die Botanische Gesellschaft zu Stockholm mich reichlichst unterstützt. Diesen Korporationen spreche ich hiermit meinen tiefgefühltesten Dank aus.

Auch Privatpersonen haben meine Untersuchungen durch Geldmittel gefördert, nämlich Dr. med. E. Levin, die Herren Direktoren H. Levin und E. Rubenson, ebenso Dr. O. Rosenberg.

Von dem botanischen Institute der Universität in Stockholm habe ich durch das gütigste Entgegenkommen meines Lehrers und Freundes Professor G. Lagerheim die nötigen Instrumente und Utensilien erhalten. Mein

Freund Dr. Gunnar Andersson hat diesen Untersuchungen in jeder Hinsicht das größte Interesse gewidmet.

Auf der Insel Skabbholmen habe ich vielfach Beihülfe von Kameraden erhalten, nämlich dem Privatdozenten Dr. B. Hesselman, cand. med. Selim Birger und cand. phil. Carl Skottsberg. Viele von den Pflanzenfunden auf der Insel Skabbholmen verdanke ich diesen Herren, welchen ich hiermit herzlichen Dank für liebenswürdige Beihülfe und gute Kameradschaft ausspreche.

Endlich ist es mir noch eine angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor F. R. Kjellman, meinen besten Dank auszusprechen für das stetige Interesse, mit welchem er immer meine Studien gefördert hat.

Bei der Nomenklatur der Phanerogamen bin ich immer L. M. Neuman, Sveriges Flora, Lund 1901, gefolgt.

Kap. I. Die Physiognomie der Laubwiesen, deren wichtigste Pflanzenarten, Verbreitung und Verwandtschaft mit anderen Pflanzenformationen.

Unter einen gemeinsamen Namen Laubwiesen (schw. löfängar) hat man in der schwedischen pflanzengeographischen Literatur eine Serie Pflanzenformationen zusammengefaßt, die in ihrer Zusammensetzung nicht wenig wechseln, in physiognomischer Hinsicht jedoch vieles gemeinsam haben. Sie zeichnen sich durch eine große Zahl von edlen Laubbäumen und eine reiche Kräuter- und Gräserflora aus, während die Zwerg- und Halbsträucher entweder ganz fehlen oder nur eine untergeordnete Rolle spielen. In ihren schönsten Formen hat die Laubwiese einen parkähnlichen Habitus, indem die Bäume und Sträucher größere Gruppen bilden, während eine wiesenähnliche Vegetation den Boden zwischen den kleinen Waldinseln einnimmt.

Die meisten Bäume Schwedens können als mehr oder minder wichtige Bestandteile der Laubwiesenvegetation auftreten; im mittleren Schweden finden wir die Eiche *(Quercus robur)*, die Esche, die Linde *(Tilia ulmifolia)*, die Birke *(Betula verrucosa* und *odorata)*, die Schwarzerle *(Alnus glutinosa)*, den Mehlbeerbaum *(Sorbus suecica*, in den östlichen Küstengegenden dann und wann *S. fennica* und *S. aria)*, die Ulme *(Ulmus montana)* und den Ahorn (*Acer platanoides*). In gewissen Gebieten in Südschweden, besonders um den großen Binnensee Vättern herum, ist *Alnus incana* ein wichtiger Baum in diesen Pflanzenvereinen, eine Pflanze, die weiter nördlich allgemeiner wird. Die Buche findet man oft in Laubwiesen, die nördlichsten Vorposten dieses Baumes dürften gerade in Laubwiesen vorkommen. Im süd-

lichsten Teile des Landes kommen *Quercus sessiliflora* und *Carpinus betulus* als wichtige Bestandteile vor und auf Gotland ist *Ulmus campestris* gewöhnlich. Auf Öland trifft man sowohl diesen Baum als auch *Ulmus effusa* an, der letztere ist eine Seltenheit in der schwedischen Flora. Selten fehlen die Kiefer und die Espe.

Unter den Bäumen gedeiht gewöhnlich ein reiches Unterholz aus verschiedenen Arten, am wichtigsten ist *Corylus avellana*, die selten fehlt und oft große dichte Bestände bildet. *Crataegus monogyna* und *oxyacantha*, *Lonicera xylosteum* und in einem beschränkten Gebiet in Dalekarlien und Västmanland *Lonicera coerulea*, verschiedene *Rosa*-Arten, *Ribes alpinum* und *nigrum*, *Daphne mezereum*, *Berberis vulgaris*, *Viburnum opulus*, *Cornus sanguinea*, *Evonymus europaea* und noch andere verleihen den Laubwiesen große Mannigfaltigkeit und eine bunte Schönheit. Die Sträucher und Bäume sind zuweilen von Lianen und lianenähnlichen Pflanzen bedeckt oder durch dieselben miteinander verwebt; im südlichen Schweden kommen als derartige Schlinggewächse vor: *Lonicera periclymenum*, *Hedera helix* und verschiedene *Rubus*-Arten aus der Gruppe *fruticosus*, in Uppland findet man einige schwache Vertreter dieser Pflanzen, unter ihnen *Vicia silvatica*, die mit ihren weißen, tief lilla gestreiften Blüten zu den schönsten Zierden der Laubwiesenvegetation gehört und mit ihren zierlichen Blättern oft ganze Sträucher überkleidet.

In dem humusreichen Boden im Schatten der Bäume und Sträucher gedeiht gewöhnlich eine schöne, artenreiche Kräuterflora, viele von den Pflanzen, welche für die Buchenwälder besonders charakteristisch sind und von einigen Verfassern wie Hub. Winkler (I) und Höck (I) als Buchenpflanzen bezeichnet werden, finden hier geeignete Standorte, und zwar außerhalb der Nordgrenze dieses Baumes. Unter ihnen seien hier genannt *Anemone hepatica*, *Dentaria bulbifera*, *Allium ursinum* und aus der Gruppe der Charakterpflanzen des Buchenmulls gehören *Asperula odorata*, *Mercurialis perennis*, *Sanicula europaea*, *Anemone nemorosa*, *Adoxa moschatellina* u. a. zu den hier am meisten hervortretenden Pflanzen der Laubwiesen auf gutem Boden. Mit diesen ihrer Verbreitung in Schweden nach der Eiche am nächsten stehenden Pflanzen wetteifern viele subglaciale Elemente in Bedeutung, unter denen *Actaea spicata*, *Paris quadrifolia*, *Milium effusum*, *Melica nutans*, *Geranium silvaticum*, *Melandrium rubrum* genannt zu werden verdienen.

Die offenen Wiesen zwischen den Baumgruppen zeichnen sich durch Stauden mit vielköpfigen Wurzeln und rasenbildende Gräser aus, während die Arten mit weit kriechenden Rhizomen zurücktreten und an Bedeutung verlieren. Die Vegetationsdecke ist gewöhnlich so stark zusammengeschlossen, daß die Moosarten verdrängt werden. In erster Linie ist die Eichenflora vertreten; ihre Repräsentanten bilden zusammen mit vielen anderen Pflan-

zen eine besonders artenreiche, abwechselnde und bunte Bodenvegetation.

Im Mai und Juni, ja auch Anfang Juli, bietet die Laubwiese einen überaus großen Reichtum an Farben und eine Fülle von Formen dar, wie man sie nur in wenigen, durch ihren Blütenreichtum bekannten Pflanzenvereinen wiederfinden dürfte, so z. B. in den Steppen und im Macquis der Mittelmeerländer. Aber in Schweden sind die hellen Nuancen in gelb, weiß, lila, rot und violett nicht mit dem graugrünen, dunklen, starren Laubwerk obiger Länder oder dem gelben Boden der Steppen vereinigt, sondern mit dem frischen saftigen Grün des nordischen Frühlings gesättigt, so daß eine blühende schwedische Laubwiese ohne Zweifel zu den schönsten Vegetationsbildern gehört. Der Hochsommer jedoch weist schon eine Abmattung auf, und im Spätsommer und Herbst sind es nur wenige Pflanzen, die an den Blütenreichtum des Frühlings erinnern, wie z. B. *Solidago virgaurea*, *Gentiana uliginosa* und einige *Euphrasia*-Arten.

Mit den Eichenwäldern stehen die Laubwiesen in einer nahen Beziehung und zeigen mit denselben eine große Übereinstimmung inbezug auf Unterholz sowie auf Kraut- und Grasvegetation. Reine, wahre Eichenwälder sind nunmehr in Schweden selten, die meisten sind durch Eingreifen des Menschen stark verändert worden. Die Bäume stehen jetzt vereinzelter und die Untervegetation wird durch weidende Tiere in ihrer Entwickelung gehemmt.

An feuchten Stellen, besonders an Bach-, Fluß- und Seeufern, schließt sich die Laubwiesenvegetation zusammen, sie bildet dann eine Art Ufergebüsch, wobei oft verschiedene Laubbäume auftreten. In dieser Form zeigt die Laubwiese eine große physiognomische und biologische Ähnlichkeit mit einer anderen Reihe von Pflanzenformationen, wo Laubbäume und eine reiche Gräser- und Kräuterflora den Hauptteil der Vegetation bilden, nämlich den Haintälchen. In dem großen, weiten Waldgebiet, das am Fuße der Hochgebirge beginnt und den größten Teil Nordschwedens einnimmt, werden die weiten und öden Nadelwälder um die Bäche und kleinen Flüsse herum von einer sehr bunten und artenreichen Vegetation unterbrochen, die mit ihrem frischen Grün und ihrer Mannigfaltigkeit der Vegetationsdecke den Eindruck der einförmigen Waldlandschaft etwas aufhebt. Dank der größeren Luftfeuchtigkeit und dem beständig frischen Wasser im Boden gedeiht hier eine ganz charakteristische Vegetation. Die Birke *(Betula odorata)*, die Grauerle *(Alnus incana)*, verschiedene *Salix*-Arten, *Prunus padus* u. a. bilden einen Niederwald, in dessen lichtem Schatten sich eine sehr reiche Kräuter- und Gräserflora entwickelt. Viele von den Pflanzen, die in Laubwiesen Mittelschwedens weit verbreitet und sogar allgemein sind, kommen hier als wahre Charakterpflanzen vor, unter ihnen mögen folgende hervorgehoben werden: *Geranium silvaticum, Rubus saxatilis, Paris quadrifolia, Actaea spicata, Daphne mezerum, Solidago virgaurea, Convallaria majalis, Melica*

nutans, *Triticum caninum*, *Milium effusum* u. m. a. In ihren schönsten üppigsten Formen sind diese Haintälchen von Grevillius (I) eingehend studiert und beschrieben worden. Die Haintälchenformationen sind weit nach Norden und so gut wie durch das ganze Waldgebiet verbreitet. In den höheren Regionen stehen sie in nächster Beziehung zu den kräuterreichen Birken-Wäldern (björkliderna), die in den unteren Hochgebirgsregionen an günstigen Plätzen vorkommen. Zuweilen nehmen diese Haintälchen einen parkähnlichen Habitus an, wie auf Storholmen im Vindelfluß im Kirchspiel Lycksele, woselbst sie die größte Übereinstimmung mit den Laubwiesen Mittelschwedens zeigen.

An dürren sonnigen Plätzen gewinnen dagegen mehr oder minder xerophile Sträucher und Bäume die Oberhand. *Juniperus communis*, *Prunus spinosa*, *Rosa*-Arten, auch viele *Rubi* treten mehr hervor, so daß die Formation mit den Gebüschformationen, die mit einem gemeinsamen Namen Kratt bezeichnet werden, große Ähnlichkeit zeigt. Krattformationen haben in Südschweden und Dänemark eine große Verbreitung gefunden.

Die Laubwiesen bilden so ein Glied in einer Reihe Pflanzenformationen, die vom südlichen Schweden an bis weit nach Norden verbreitet sind, die je nach den äußeren Bedingungen, wie Feuchtigkeit und Nahrungsvorrat des Bodens, Temperatur und Regenmenge, sehr wechselndes Aussehen haben, aber darin übereinstimmen, daß in der Waldschicht, gewöhnlich ein Niederwald, aus verschiedenen, vielen Laubbäumen und Sträuchern gebildet, nicht ein oder zwei Arten, völlig dominieren, sondern mehrere miteinander gemischt vorkommen. Im Schatten der Bäume und Sträucher gedeiht oft eine reiche Kräuter- und Gräserflora, und wo der Baumbestand größere Lücken aufweist, bekommt die Vegetation einen wiesenähnlichen Charakter.

Die Laubwiesen von dem hier geschilderten Typus mit dem großen Reichtum an edlen Laubbäumen gehören eigentlich der Region der Eichenflora Schwedens an und haben ihre nördlichsten Vorposten in Dalekarlien (z. B. bei Osmundsberget), in Helsingland, Medelpad und Ångermanland. In diesen Landschaften sind sie am meisten als Reliktformationen aufzufassen, die von den sie umgebenden Waldformationen in ihrer Existenz mehr oder minder bedroht werden. Sie stehen hier als eine Erinnerung an die Zeit, wo die ganze Eichenwaldflora Schwedens weiter nach Norden verbreitet war. Über eine der am meisten charakteristischen Arten, nämlich über den Haselstrauch, hat in neuester Zeit Gunnar Andersson (I) ausführliche Studien angestellt, deren Hauptresultat ist, daß der Haselstrauch in Norrland von einem Gebiet von 84 000 qkm seit der Litorinazeit infolge einer Senkung der Sommertemperatur verdrängt worden ist. Hand in Hand mit der Hasel ist aller Wahrscheinlichkeit nach eine große Menge anderer südlicher Arten verdrängt worden, die beim höchsten Stande des Litorinameeres weite Laubwiesen gebildet hatten da, wo nun einförmige Nadelwälder

den Boden einnehmen oder Äcker und Felder der Menschen sich ausbreiten.

Ein großer Teil der jetzigen Laubwiesen dürfte auch als Rest des früheren Reichtums Schwedens an dieser Pflanzen-

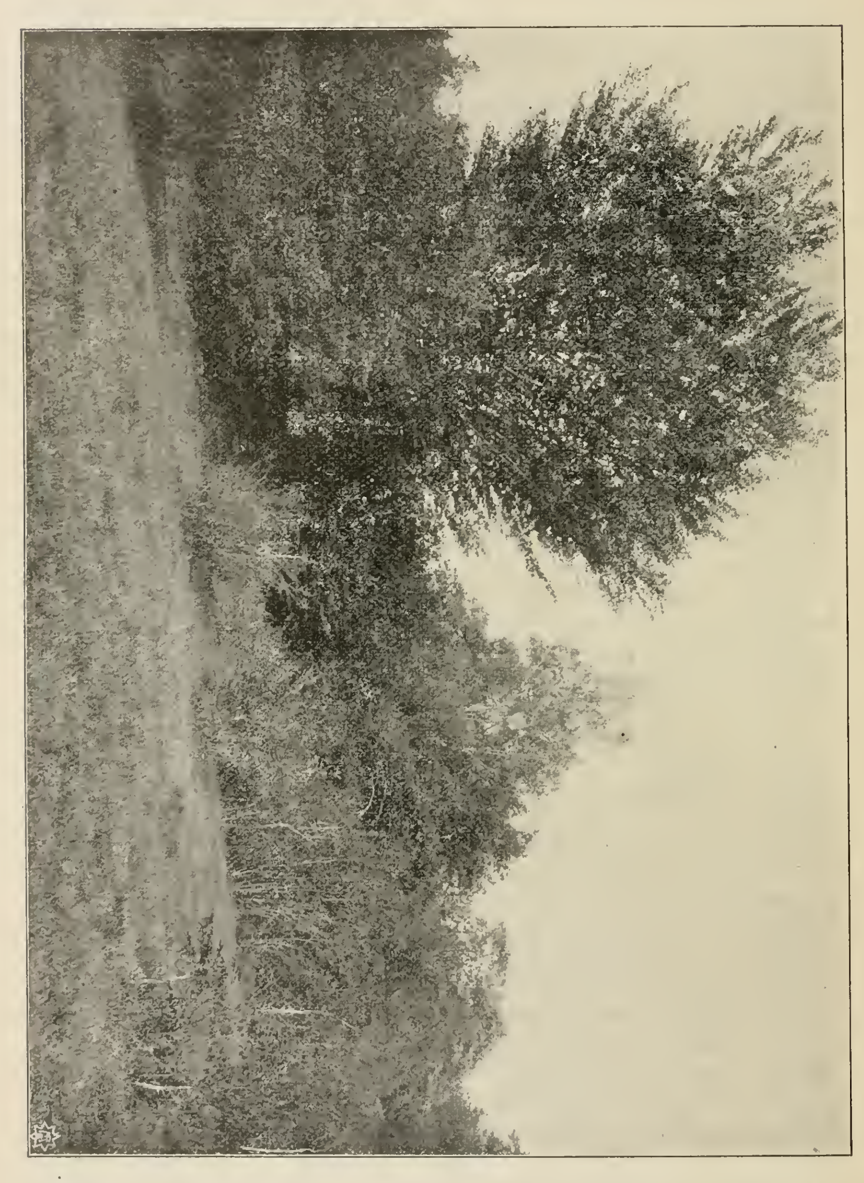


Fig. 1. Vegetationsbild von einer Laubwiese bei Stocklycke auf Ombärg. Baumarten: Buche *(Fagus silvatica)* und Birke *(Betula verrucosa)*. Unterholz aus Hasel. Im Vordergrund eine feuchte Wiese mit *Rhamnus frangula*. Auct. foto 27. 9. 1903.

formation anzusehen sein. Sernander (I, pag. 86), der die Entwickelungsgeschichte der Pflanzenwelt Gotlands untersucht hat, ist der Meinung, daß die meisten Laubwiesen dieser Insel schon in der Litorinazeit konstituiert worden sind und eine ähnliche Ansicht (II, pag. 103—104) hegt er betreffs mehrerer Laubwiesen Upplands. Wenn während der letzteren Ancyluszeit und im Anfang der Litorinazeit die Eichenflora siegreich gegen Norden vordrang, so verbreiteten sich die neuen Bürger der schwedischen Flora besonders in den Kiefernwäldern; im Kampfe mit den neuen Wettbewerbern wurde die Kiefer verdrängt und die alten Nadelwälder allmählich durch Eichenwälder und Laubwiesen ersetzt. Aber noch in unserer Zeit gewinnt die Laubwiese neues Terrain. Die Birken- und Espenhaine können nach Sernander (II, pag. 102—103) unter gewissen Umständen in Laubwiesen verwandelt werden; auch die pineta herbida gehen nach Sernander (I, pag. 80) und R. Mattsson (I, pag. 7) in Laubwiesen über. Hult beschreibt in seiner bekannten Arbeit über die Vegetation Blekinges (I, pag. 210—218), wie Laubwiesen sich auch allmählich aus alten verlassenen Äckern entwickeln können.

Bei unserer jetzigen Kenntnis der schwedischen Vegetation ist es nicht möglich, genauere Angaben über die Verbreitung der Laubwiesen zu machen und eine Karte über deren Vorkommen zu zeichnen. Nach den gewiß ganz spärlichen Angaben in der Literatur zu urteilen, sind sie am meisten in den Küstengegenden des Festlandes, auf den Inseln Öland und Gotland und um die größeren Seen herum verbreitet.

In Dänemark habe ich in Gesellschaft von Herrn Apotheker C. Jensen sehr schöne und ausgeprägte Laubwiesen unweit Vandel, ein paar Meilen westlich von Vejle besucht. Die wichtigsten Bäume daselbst waren *Fagus silvatica*, *Carpinus betulus*, *Quercus sessiliflora* und *Betula odorata* mit einem Unterholz aus *Crataegus oxyacantha*, *Rhamnus frangula* und *Viburnum opulus*. Die Bäume und Sträucher waren in sehr schöne Gruppen geordnet und das freie Feld zwischen diesen von einer reichen Wiesenvegetation eingenommen; die ganze Formation war augenscheinlich von der Kultur sehr wenig beeinflußt.

Auf den Ostseeinseln Dagö und Ösel kommen nach mündlichen Mitteilungen von Carl Skottsberg und T. Vestergren die Laubwiesen in sehr schönen Varianten vor. Sie nehmen hier hauptsächlich den südöstlichen Teil der Insel Ösel ein; dieselben Baumarten, welche die schwedischen Laubwiesen bilden, finden wir auch hier wieder, besonders spielen die Eiche und die Esche eine bedeutende Rolle, ebenso die Grauerle. Die Kraut- und Grasvegetation ist sehr schön, es finden sich viele stattliche *Orchideen*, wie *Cypripedium calceolus* und *Cephalanthera grandiflora* vor.

Im südlichsten Teil von Finnland trifft man diese Pflanzenvereine wieder, und auf Åland finden sie eine große Verbreitung,

hier zeigen sie die größte Übereinstimmung mit der Vegetation im östlichen Uppland.

Unter den mitteleuropäischen Waldformationen gibt es mehrere, die mit den Laubwiesen sicherlich eine große physiognomische und ökologische Ähnlichkeit zeigen. In der mehr feuchtigkeitsliebenden Form, wie sie die Laubwiesen oft an Stellen mit beständig frischem Wasser im Boden haben, zeigen sie eine gewisse Übereinstimmung mit den Auenwäldern des norddeutschen Flachlandes. Diese bestehen nach den Beschreibungen Drude's (I, pag. 307—308) aus vielen Bäumen, die die Laubwiesen charakterisieren, wie aus Rüstern, Eschen, Stieleichen, *Carpinus betulus*, ja auch der Ahorn und die Linde kommen hier vor. Gewöhnlich ist Unterholz reichlich vorhanden; dasselbe ist oft üppig und dicht aus *Corylus avellana*, *Prunus padus* u. a. zusammengesetzt. *Anemonen* und *Primeln* findet man im Frühjahre und sonst sind viele Zwiebelgewächse (*Leucojum*, *Gagea*, *Allium ursinum*) häufig. Viele Pflanzen bilden ein Bindeglied in den „Gemischten Laubholzformationen der Niederung und der Hügelregion“ (Drude, I, pag. 309), wodurch ein Bild entsteht, welches sehr an unsere Laubwiesen erinnert. In den Laubbeständen tritt auch hier die Buche als wichtiger Baum auf, daneben findet man die in den Auen vorkommenden Baumarten. Durch reiches Unterholz und Vorkommen vieler humoser Gräser, wie *Melica*, *Milium* etc., wird die Ähnlichkeit noch augenscheinlicher. Die Laubwiesen sind also sicherlich nicht als unwichtige Formationen der nordeuropäischen Vegetation überhaupt anzusehen. Sie sind wohl die durch den Eingriff der Kultur mehr oder weniger veränderten Reste von den früheren Formationen der edlen Laubbäume, den Formationen der Esche, Rüster, des Ahorns, der Linde, Hainbuche etc.

Kap. II. Die Laubwiesen im östlichen Uppland, ihre Formationen und Entwickelungsgeschichte.

Die beigegebene Kartenskizze (Fig. 2.) veranschaulicht die Verbreitung der Laubwälder in Uppland und ist eine stark verkleinerte Wiedergabe der großen Waldkarte über den südlichen Teil von Schweden, welche die königlich-schwedische Domänenverwaltung für die Weltausstellung in Paris 1900 anfertigen ließ. Es sind auf dieser Skizze auch Birken- oder Espenhaine mit den Laubwiesen vermischt gezeichnet, doch dürften dieselben nur eine untergeordnete Rolle spielen und die meisten mit schwarz bezeichneten Gebiete von Laubwiesen eingenommen werden. Es geht aus der Skizze auf das deutlichste hervor, daß diese Pflanzenformationen hauptsächlich in dem östlichen Teil vorkommen; ungefähr 90 % finden sich östlich von einer geraden Linie, die von der Nähe der Mündung des Olandsflusses (Olandsån) bis etwas westlich von Waxholm verläuft, westlich von dieser Linie kommen diese Pflanzenformationen vereinzelter vor.

Es dürfte mehrere Ursachen zu dieser ausgeprägten Verteilung geben, in erster Linie aber dürften es zwei sein, nämlich das Klima und der Boden. Das Seeklima mit dem milden Herbst und Winter und der etwas größeren Luftfeuchtigkeit dürfte für viele Bäume der Laubwiesen ungemein günstig sein; in Dänemark erreichen nach den Angaben von Hauch und Oppermann (I, p. 81) die Wälder aus Esche, Ahorn etc. bestehend nur in Küstengegenden eine schönere Entwickelung. Besonders dürften die ziemlich hohen Herbsttemperaturen für das volle Ausreifen und Verholzen der Sprosse in gewissen Fällen von Bedeutung sein. Die Nachtfröste sind nämlich nach den Angaben von H. E. Hamberg (I) weit seltener in Stockholms län, umfassend den östlichen Teil von Uppland und Södermanland, als in Uppsala län, d. h. dem mittleren Teil von Uppland. Nach Andersson (I) sind für die Verbreitung des Haselstrauches in den norrländischen Küstengegenden gerade die Herbsttemperaturen von großem Einfluß.

Von nicht geringerer Bedeutung ist ohne Zweifel der Kalkgehalt des Bodens; die Moränenablagerungen im östlichen Uppland sind, da die Eisströme von Gästrikland und dem südlichsten Teile des Bottnischen Meerbusens Kalkgesteinsblöcke mit sich geführt haben, mehr oder weniger reich an Kalk.

Wie die in Fig. 3 wiedergegebene Skizze lehrt, herrscht eine gewiß nicht vollkommene, jedoch unverkennbare Übereinstimmung zwischen der Verbreitung der Laubwiesen und der des kalkführenden Moränenkieses; auf diesem für die Kultur weniger geeigneten Moränenmaterial haben die Laubwiesen eine gegen den Angriff der Menschen und den der konkurrierenden Formationen geeignete Entwickelungsstätte gefunden. Sonst sind die Laubwiesen von den großen Gebieten, die sie früher eingenommen haben, durch die Kultur verdrängt worden; im östlichen Uppland ist die Verteilung von Nadel- und Laubwäldern samt von Kulturgebieten oft ganz charakteristisch; die Höhen werden von Kiefern- und Fichtenwäldern, die Täler von Äckern eingenommen, aber diese sind oft an ihren Rändern von Resten einer früheren Laubwiesenformation eingerahmt.

Die Laubwiesen im östlichen Uppland zeigen eine sehr wechselnde Zusammensetzung. In den Scheeren und den nordöstlichen Teilen ist die Esche der wahre Charakterbaum, der in weiten Gebieten völlig allgemein ist, nicht minder wichtig ist der Haselstrauch. Die Ulme und die Linde bilden oft schöne Bestände, am meisten im südlichen Uppland, diese beiden haben aber mehr eine beschränktere Ausbreitung. Die Eiche (*Quercus robur*) ist in vielen Laubwiesen der dominierende Baum, während der Ahorn nur in vereinzelten Individuen vorkommt, gleich wie die selteneren *Sorbus fennica* und *suecica*.

In der Kürze mag hier die Zusammensetzung einer Laubwiese in der Nähe von Skeppsdal im Kirchspiel Österåker geschildert werden. Dieselbe verdient umsomehr Beachtung, als sie nicht unwesentlich von denjenigen der näher studierten Ge-

gend auf den äußeren Scheeren abweicht und auch deshalb, weil hier für diese Untersuchung nicht unwichtige Beobachtungen gemacht worden sind.

Die Eiche (*Quercus robur*), die Linde und die Ulme (*Ulmus montana*) sind die vornehmsten Bäume, die hier und



Fig. 2. Verbreitung der Laubwälder in Uppland. Die mit schwarz bezeichneten Gebiete sind von Laubwäldern, hauptsächlich von Laubwiesen eingenommen. Die eingerahmten Partien sind vom Verf. näher untersucht worden. Die langgestreckte Insel, ein wenig östlich von S ist Skabbholmen. Masstab 1 : 1 500 000.

da kleinere Bestände bilden; gemischt mit diesen wachsen *Picea excelsa*, *Populus tremula* und *Betula verrucosa*; an einigen Punkten hat die Laubwiese vollständig den Charakter eines Espenhains. Ein reiches Unterholz schließt sich unter den Bäumen dicht zusammen, vornehmlich aus *Ribes alpinum*, *Lonicera xylosteum*, *Prunus padus* und *Corylus avellana* bestehend. In den lichteren Partien wächst eine hohe, sehr üppige Kraut- und

Gras-Vegetation; in erster Linie bemerkt man *Campanula latifolia*, die bis 2 m hoch im Juli ihre großen, lichtblauen Blüten entwickelt, bisweilen bei sehr kräftigen Individuen gegen 40 in ein und demselben Blütenstand. *Milium effusum*, *Geranium silvaticum*, *Anthriscus silvestris*, *Dentaria bulbifera*, *Aegopodium podagraria*, alle in kräftigen Individuen, wetteifern mit der erwähnten stattlichen Pflanze in üppiger Entwickelung. Wo die Linde oder die Haselsträucher sich dichter zusammenschließen, wird der Schatten für diese Pflanzen zu stark. *Campanula*, *Anthriscus* und *Aegopodium* kommen da nur in vereinzelten, sterilen Individuen vor, dagegen gewinnt eine wahre Frühlingspflanze, *Ranunculus ficaria*, hier ihre schönste Entwickelung, den schwarzen Boden im Mai und Juni mit dem frischesten Grün und den hellprallenden Blüten überziehend, den übrigen Teil des Sommers aber in dem reichen Humuslager ruhend. Übrigens ist die Zahl der Arten in den mehr beschatteten Teilen ziemlich bedeutend, am meisten kommen da mehr oder minder ausgeprägte Frühlingspflanzen vor, *Anemone nemorosa* und *hepatica*, *Orobus vernus*, *Pulmonaria officinalis*, *Adoxa moschatellina* und weiter *Actaea*



Fig. 3. Kartenskizze zeigend die Verbreitung von kalkhaltigem Moränkies (▲) und von Moränmergel (▲) in Uppland.
(Nach Sveriges Geologiska undersökning. Ser. Ba. Nr. 5.)
Masstab 1 : 2 000 000.

spicata, *Paris quadrifolia*, *Oxalis acetosella* und *Viola riviniana*. Schöne, große Gruppen aus Farnen, wie *Polystichum filix mas* Roth und *spinulosum* DC. und *Asplenium filix femina* Bernh., verleihen dem Eindruck der Vegetation etwas üppiges, während die mehr sonnenliebenden Pflanzen, wie *Geum rivale*, *Solidago virgaurea*, *Spiraea ulmaria*, *Veronica chamaedrys* u. a., hier bloß in kleinen sterilen Individuen vorkommen. Hier und da in der Laubwiese öffnet sich der Baum- und Strauchbestand, und das Licht bekommt freien Zutritt zu der Untervegetation. Hierdurch gewinnt die Vegetation einen mehr wiesenähnlichen Habitus, *Alchemilla vulgaris*, *Trifolium pratense*, *Geum rivale*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Ranunculus acer*, viele Gräser, wie *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Avenastrum pratense* und *pubescens* treten dann als Charakterpflanzen auf.

Übrigens verweise ich auf die Tafeln V und VII, wovon die erste einen Haselhain mit Espen wiedergibt, die zweite einen dicht geschlossenen Haselhain mit einer Untervegetation aus meist sterilen Kräutern und Gräsern.

In den Kirchspielen Rådmansö und Vätö, die den östlichen Teil Upplands einnehmen, sind von mir mehrere Jahre hindurch eingehende Studien über die Laubwiesen gemacht worden. Letztere haben hier eine große Ausbreitung und gehören zusammen mit den Fichtenwäldern zu den charakteristischsten Pflanzenformationen dieser Gegend. Diese Kirchspiele bestehen hauptsächlich aus niedrigen, kleineren und größeren Inseln, deren höchste Punkte kaum 30 m über dem Meeresniveau liegen. Die mehr emporragenden Felsen sind durch die Wellen von darüberliegendem Ufergeröll und Kies freigespült worden, während die kleinen Täler mit Lehm, Sand und Kies ausgefüllt worden sind. Die Fichtenwälder nehmen die höher liegenden Partien und die Inseln mit gröberen Kiesablagerungen ein, während auf dem feineren Kies und den Lehmablagerungen die Laubwiesen oder die Äcker ihren Platz haben. Infolge der Nähe des Meeres erreichen die Bäume gewöhnlich nicht dieselbe Höhe wie im Binnenlande, nur selten erreichen die Fichten die Dimensionen des Zimmerholzes.

Die wichtigsten biologischen und physiologischen Studien wurden in dieser Gegend auf der kleinen Insel Skabbholmen gemacht. Wenn auch nun das maritime Gepräge des Klimas und der Vegetation auf die Resultate meiner Untersuchungen einwirken mußte, so bot doch diese Gegend große Vorteile für meine Forschungen. Auf den kleinen unbewohnten Inseln sind die Pflanzenformationen von den Menschen oft noch wenig beeinflußt worden, jedenfalls weniger als an den meisten Punkten des Binnenlandes, die Kräuter- und Gräservegetation ist sehr artenreich und oft in der schönsten Weise entwickelt; besonders dürften die Laubwiesen auf Skabbholmen zu den artenreichsten und schönsten Upplands inbezug auf die Kräuter- und Gräserflora gehören. Wenn es nun für den ungestörten Fortgang der Studien darauf ankam, ein kleineres Gebiet abzuscheiden, so

konnte ich wohl keine bessere Grenze bekommen, als das Wasser; hier waren keine unwillkommenen Besuche von weidenden Tieren zu befürchten, und gegen mutwillige Menschen war die kleine Station besser geschützt als auf dem dichtbewohnten Binnenlande. Tatsächlich haben auch die Untersuchungen während der drei Sommer auf Skabbholmen, das, wie erwähnt, zur Stationsinsel ausersehen war, einen ganz ungestörten Verlauf nehmen können.

In dieser Gegend gewinnt die Vegetation neues Terrain hauptsächlich durch zwei Phänomene, nämlich durch die säkulare Hebung und durch die Verlandung an den Küsten; das Verlassen der Äcker oder anderes Eingreifen der Menschen, das sonst eine große Rolle bei den Veränderungen der Vegetation spielt, scheint hier von geringerer Bedeutung zu sein.

Was nun die säkulare Hebung der Küste betrifft, so ist es nicht leicht, deren jetzige Bedeutung zu schätzen. Nach den herrschenden Ansichten der Geologen [1]) soll der bedeutendste Teil von Uppland, der niedriger als 30 m über dem Meer liegt, sich erst in den letzten 4000 Jahren aus dem Litorinameere erhoben haben, aber schon während des letzten Eisenalters oder beim Beginn der historischen Zeit hat Uppland wahrscheinlich seine jetzige Küstenkonfiguration erreicht. In dem sechszehnten und siebzehnten Jahrhundert soll jedoch die Strandverschiebung wieder ziemlich mächtig gewesen sein und für das letzte Jahrhundert hat man für Stockholm eine Erhebung von 0,5 m berechnet. Ob nun die Strandverschiebung in der letzten Zeit auf Skabbholmen und den umliegenden Inseln mit gleicher Stärke vorgeschritten ist, ist indessen eine Frage, die man nicht mit voller Sicherheit beantworten kann; eine große Rolle bei den Veränderungen spielt sie in der Jetztzeit auf jeden Fall nicht und ein deutliches Hinausdrängen der Wälder auf den sich hebenden Strand, wie es Högbom (II) auf den kleinen Inseln des bottnischen Meerbusens wahrgenommen hat, wird man hier schwerlich wiederfinden.

Die Verlandung findet nur an kleinen windgeschützten Busen und in engen Sunden statt und an solchen Punkten ist es oft möglich, die Entwickelung der Vegetation auf neuem Terrain zu verfolgen. Über solche Veränderungen an den Küsten wissen oft alte Leute, Lotsen und Fischer zu erzählen; wo man früher mit dem Boote vordringen konnte, ist es jetzt vollkommen trocken, und Wiesen überziehen nun den Boden, der früher unter Wasser lag.

In seichten Busen, wo die Wellen Lehm aufschwemmen, entwickelt sich die Vegetation gewöhnlich in folgender Weise: *Scirpus palustris* und *Triglochin maritimum* bilden kleine Bestände an der Wellengrenze, um Stämme derselben sammeln sich allmählich Sand, Lehm und organische Reste von wechselnder

---

[1]) Högbom. (I. pag. 48—52).

Beschaffenheit, wodurch also diese Gewächse zur Hebung des Strandes beitragen, noch wirksamer ist *Agrostis stolonifera*, die mit ihren weitkriechenden Stolonen bald einen dichten Teppich bildet. *Alopecurus ventricosus*, *Euphrasia tenuis* und *bottnica*, *Erythraea vulgaris* und *E. pulchella*, *Plantago maritima* und noch andere finden geeignete Standorte. Allmählich wird der Boden ausgesüßt; mehr hydrophile Pflanzen treten in der Vegetation auf, wie *Scirpus pauciflorus*, *Parnassia palustris*, *Triglochin palustre*, *Hierochloa odorata*, *Galium uliginosum*, *Myosotis palustris* u. a. Zuletzt findet die Erle (*Alnus glutinosa*) hier ein passendes Keimbett, dichtstehende, junge Bäume wachsen auf, in deren Schatten die sonnenliebenden Pflanzen verschwinden, um von anderen ersetzt zu werden. Man findet, daß hohe, breitblätterige Kräuter in diesen Erlengebüschen charakteristisch sind, wie *Angelica silvestris*, *Anthriscus silvestris*, *Valeriana officinalis* und besonders *Spiraea ulmaria*; da, wo die Wellen bei Hochwasser verfaulende Tangenbänke aufgeworfen haben, verbreitet *Potentilla anserina* ihre kriechenden Stolonen. Durch die modernden Blätter der Erle und der großen Kräuter wird mit der Zeit ein Humuslager gebildet. Viele von den Erlen sterben ab und in der gebildeten Lücke wachsen andere Bäume auf, besonders die Esche. In dieser Weise wird mit der Zeit ein Eschenhain gebildet. Diese Entwickelungsgeschichte nimmt ohne Zweifel eine bedeutende Zeit in Anspruch und ist ein sehr langsam verlaufendes Phänomen; auf vielen kleineren, gut geschützten Inseln habe ich ungleiche Entwickelungsstadien beobachten können; in Details können gewiß Variationen vorkommen, die wichtigsten Momente dürften jedoch hier geschildert worden sein.

In den Hauptzügen vollzieht sich die Entwickelung auf einem aus Kies bestehendem Boden gleich der vorhergehenden. Zuerst bildet sich hier eine offene Vegetation aus verschiedenen halophilen Pflanzen, der erste Pionier ist *Deschampsia bottnica*, welche immer an der Wellengrenze wächst, schon bei schwachem Winde werden ihre festen, stark zusammengebogenen, aufrechten Blätter von Wasser umspült. Weiter bemerkt man hier:

Agrostis stolonifera v. *maritima*.	*Glaux maritima*.
Aster tripolium	*Juncus Gerardi*.
Erythraea vulgaris.	*Plantago maritima*.
Euphrasia tenuis.	*Scirpus palustris*.

Auf dem inneren Teile des Strandes bildet zunächst *Festuca rubra* oft zusammen mit *Festuca arundinacea* einen mehr zusammenhängenden Grasteppich, aus welchem bloß die gröberen Gesteine hervortreten. Die Flora, welche den Strand einnimmt, ist nicht arm. Infolge des niedrigen Salzgehalts des Meerwassers (0,5 Proz.) gedeihen auch mehrere Pflanzen aus feuchten Standorten des Binnenlandes im Vereine mit den wahren Strandgewächsen, wie z. B. *Lythrum salicaria*, *Parnassia palustris*, *Rhinanthus major*, *Taraxacum officinale v. palustre* und *Gentiana uliginosa*. In diesem Entwickelungsstadium der Vegetation tritt

nun oft *Hippophaë rhamnoides* auf und bildet bald ein graues, stachliges Dickicht, in dessen Schutz mehrere hohe Kräuter gedeihen, und welches früher oder später von einem Erlengebüsch ersetzt wird. Letzteres hegt nun in der Hauptsache dieselbe Flora, wie sie vorher geschildert worden ist, doch dürfte *Rubus saxatilis* und *caesius*, *Cornus suecica* hier eine bedeutendere Rolle spielen.

Diesen Entwickelungsverlauf, der an vielen, für die Verlandung besonders geeigneten Punkten studiert worden ist, nimmt auch allem Anschein nach die Vegetation, wenn bei der säkulären Hebung neues Terrain gewonnen wird; in jetzigen Zeiten geht diese Entwickelung besonders langsam vor sich, so war es aber auch früher, wo die Hebung bedeutend größer war als jetzt, der Vorgang dürfte da derselbe gewesen sein.

In etwas feuchten, schwach abschüssigen Lagen entwickelt sich aus dem Ufergebüsch gewöhnlich ein Eschenhain. Dieser Pflanzenverein findet sich auf Skabbholmen an mehreren Punkten besonders schön entwickelt und verdient hier eine besondere Beschreibung. Der herrschende Baum ist die Esche, die zusammen mit der Erle einen dichten Niederwald bildet. Außer diesen beiden kommen daselbst noch viele andere Bäume vor; auf Skabbholmen sind folgende beobachtet worden:

Acer platanoides (einzeln).	*Pyrus malus* (einzeln)
Alnus glutinosa × *incana* (einzeln)	„ „ *β mitis* (einzeln)
Betula verrucosa (einzeln)	*Sorbus aucuparia* (häufig)
Picea excelsa (einzeln)	„ *fennica* (einzeln).

Unter dem Laubdach des Niederwaldes wächst eine besonders reiche Strauchvegetation, von welcher einzelne Individuen beinahe die Höhe des Niederwaldes erreichen; folgende wurden auf Skabbholmen notiert:

gemein:

Lonicera xylosteum.	*Ribes alpinum.*
Prunus padus.	

zerstreut:

Berberis vulgaris.	*Viburnum opulus.*

einzeln:

Juniperus communis.	*Rosa coriifolia.* v. *silvescens.*
Rhamnus cathartica.	„ „ v. *vacillans.*
Ribes nigrum.	„ *glauca.* v. *decurtata.*
Rosa canina. v. *glaucescens.*	„ „ v. *virens.*
„ „ v. *lutetiana.*	*Taxus baccata.*

Zusammen mit diesen Sträuchern wachsen durch den Schatten verkümmernde Individuen von *Fraxinus* und *Sorbus aucuparia*; die Blätter an den noch lebenden Zweigen der absterbenden Bäume sind ungewöhnlich groß und breit, der Dickenzuwachs der alten, schmalen Stämme unbedeutend, viele Individuen sind schon tot und die übrigen scheinen früher oder später abzusterben.

In den dichten, eng zusammengeschlossenen Eschenhainen gedeiht eine üppige Schattenflora. Auf Skabbholmen machen hauptsächlich zwei Arten die niedere Bodenvegetation aus, nämlich *Allium ursinum* und in erster Linie *Mercurialis perennis*. Die letztgenannte Pflanze bildet gewöhnlich eine dicht zusammenhängende, grüne Blattdecke über den niedrigsten Kräutern, von dem Boden und den Bodengewächsen ist garnichts zu sehen, hie und da stehen einige üppige Gruppen von *Allium ursinum*, die im Vorsommer mit ihren großen, sternförmigen Blüten die ganze Pflanzenformation erhellen können, jedoch, wenn der Sommer ein wenig vorgeschritten ist, gänzlich verschwinden. Biegt man die Stengel und Blätter von *Mercurialis* zurück, so sieht man den Boden von verfaulenden Blättern, dürren Zweigen und dergleichen bedeckt; hie und da findet man die bleichen, welkenden Blätter von *Anemone nemorosa*, *Corydalis laxa*, *Gagea lutea*, oder anderer Pflanzen, die im zeitigen Frühling, als das Bingelkraut noch nicht völlig entwickelt war, ihre Sprosse entwickelt und ihre hauptsächlichste Assimilationsarbeit ausgeführt haben. Moose fehlen oder sind äußerst spärlich, dann und wann findet man auf den Steinen ein Polster aus *Mnium cuspidatum* H. oder *Hylocomium triquetrum* Br. et Sch. Es gibt jedoch auch einige Pflanzen, welche den ganzen Sommer hindurch frisch und grün unter der Decke von den Bingelkrautblättern leben, nämlich *Anemone hepatica* und *Oxalis acetosella;* hier und da, wo *Mercurialis* weniger dicht steht, findet man *Glechoma hederacea*, *Veronica chamaedrys* in bleichen, schlanken Schattenformen, ebenso sehr spärlich sterile Individuen von *Fragaria vesca*. Zerstreut oder spärlich wachsen zwischen *Mercurialis* andere Schattenpflanzen, wie *Actaea spicata* und *Ranunculus cassubicus*, dieselben entfalten besonders große und breite Blätter; in wuchernden Formen mit wagerecht ausgebreiteten Blättern finden sich *Convallaria majalis* und *Paris quadrifolia*. Über diese Pflanzen erhebt *Polygonatum multiflorum* seine zierlichen, mit weißen, glockenförmigen Blüten geschmückten, bogenförmigen Stengel; *Melandrium rubrum* bildet mit seinem schönen Rot den brillantesten Kontrast zu dem herrschenden Tiefgrün, eine Rolle, die *Stachys silvatica* im Hochsommer übernimmt. *Milium effusum* mit seinen zierlichen, bei dem leichtesten Wind wehenden Rispen erhebt sich zusammen mit einigen anderen Pflanzen, wie *Spiraea ulmaria*, *Dactylis glomerata*, *Geum urbanum* und *Geranium silvaticum* bis zu der obersten Feldschicht [siehe näheres Tafel IV][1]).

Die epiphytische Vegetation ist gewöhnlich nur schwach entwickelt, in Eschenhainen auf der östlichen Seite von Skabbholmen wurde folgende Flechtenvegetation aufgezeichnet:

reichlich:

Acrocordia gemmata (Ach.) Mass.
Parmelia olivacea (L.) Ach.
Parmelia saxatilis (L.) Fr.

[1]) Diese Eschenhaine zeigen, nach den Aufzeichnungen von Beck (I pag. 51) zu urteilen, eine große Ähnlichkeit mit Eschenwäldern in Nieder-Österreich.

zerstreut:

Physcia ciliaris (L.)

einzeln:

Evernia prunastri (L.) Ach.
Lecanora subfusca (L.)
Physcia caesia (Hoffm.)
Physcia pulverulenta (Schreb.)
Ramalina calicaris (L.) * *farinacea* (L.)
Xanthoria parietina (L.)

Außer diesem kommen viele *Lecidea*-Arten und andere, nicht näher bestimmte Krustenflechten vor. *Orthotrichum affine* Schrad. bildete kleine, sehr spärliche Polster, und den Grund der gröberen Eschenstämme hatte oft *Radula complanata* N. v. Es. mit einem lichtgrünen Teppich überkleidet.

Ein vollständiges Verzeichnis der Blütenpflanzen in einer solchen Formation findet man übrigens im Kapitel über die Luftfeuchtigkeit an verschiedenen Stellen. Bloß an einzelnen Punkten ist der Baumbestand so dicht und gut geschlossen wie bei der hier geschilderten Pflanzenformation. Gewöhnlich ist der Eschenwald ziemlich lückig, wahrscheinlich infolge Eingreifens der Menschen, oder es stehen auch die Bäume in kleinen Gruppen; im Schatten gedeiht dann auch eine schöne Humusflora und zwischen den Gruppen findet man eine bunte Wiesenvegetation. *Allium ursinum* und *Mercurialis perennis* treten in den lückigen, lichten Eschenbeständen zurück, obgleich sie nicht vollständig verschwinden und andere weniger ausgeprägte Schattenpflanzen treten an ihre Stelle, von diesen sind zu nennen: *Geranium silvaticum*, *Melampyrum nemorosum*, *Stachys silvatica*, *Ranunculus cassubicus*, *Orobus vernus*, *Rubus saxatilis* u. m. a.

Die Eschenhaine kommen hauptsächlich auf ebenen Kieslagern oder an schwach abschüssigen Ufern zur Entwickelung; der Boden braucht dabei nicht besonders feucht zu sein; auf trockenen oder frischen Standorten kommen sie jedoch nie zu einer schönen Ausbildung. An solchen Lokalitäten fehlt zwar nicht die Esche, die Bäume sind dann aber niedriger und stehen spärlicher. Ein hohes Unterholz aus Haselsträuchern ersetzt hier den Eschenhain. Diese Bestände haben je nach den ungleichen Standortsverhältnissen eine verschiedene Entwickelung, auf magerem Boden stehen die Haselsträucher mehr vereinzelt, die Sträucher sind niedrig und das Laubwerk ist licht; wo der Boden aber humusreicher ist, besonders am Fuße steiler Bergabhänge, gedeiht *Corylus avellana* besonders schön und die Sträucher schließen sich da dicht zusammen.

Außer der Esche kommen auf solchem Standorte dieselben Baumarten vor wie in dem vorher geschilderten Pflanzenverein; *Alnus glutinosa* × *incana* und *Taxus baccata* habe ich zwar nicht beobachtet, die Birke aber ist allgemeiner, die Espe ist ganz gewöhnlich und oft findet man die Eiche *(Quercus robur)*.

Eine Beschreibung einer solchen Formation auf Kapellskär, ungefähr eine Meile südlich von Skabbholmen, will ich nun in folgendem machen:

Corylus avellana ist die am meisten hervortretende Pflanze; die Sträucher sind 3—5 m hoch und stehen in kleinen Gruppen zusammen. In dem dichten Gebüsch der Haselsträucher kommen folgende Pflanzen mehr oder minder spärlich vor:



Fig. 4. Vegetationsbild aus Skabbholmen. Lückiger Eschenhain, im Vordergrund eine *Geranium silvaticum*-Wiese. Die weißen Blüten gehören *Ger. silvaticum*.
20. Juni 1903. Auct. foto.

Zerstreut:

Juniperus communis. | *Ribes alpinum.*

einzeln:

Crataegus monogyna.
Lonicera xylosteum.
Prunus padus.
Prunus spinosa.
Pyrus malus.
Viburnum opulus.

Über das Gebüsch aus diesen Sträuchern erhebt sich ein lichter Niederwald aus zerstreuten Bäumen bestehend, nämlich:

Fraxinus excelsior.
Picea excelsa.
Populus tremula.
Sorbus aucuparia.

Zwischen und unter den Haselstrauchgruppen kommt eine besonders reiche Kraut- und Grasflora vor, die ein verschiedenartiges Aussehen hat, je nach den Lichtverhältnissen. Unter den Haselsträuchern gedeiht eine ausgedehnte Schatten- und Humusflora, der Boden entbehrt eines Moosteppichs, bloß über den Steinen bilden *Hylocomium triquetrum* Br. et Sch. und *Mnium cuspidatum* H. einen grünen Überzug. Die Krautflora besteht teils aus ausgeprägten Schattenpflanzen, teils aus Schattenformen von Pflanzen, die sonst gewöhnlich in sonnenoffenen Lokalitäten gedeihen.

Folgende Pflanzen wurden als unter den Haselsträuchern wachsend aufgezeichnet:

reichlich:

Anemone hepatica.
Anemone nemorosa.
Melampyrum silvaticum.

ziemlich reichlich, hier und da reichlich:

Allium ursinum.
Centaurea jacea.
Stachys silvatica.
Vicia silvatica.

spärlich:

Arrhenatherum elatius.
Campanula trachelium.
Dactylis glomerata.
Dentaria bulbifera.
* *Fragaria vesca.*
Geranium silvaticum.
* *Geranium sanguineum.*
Melica nutans.
Paris quadrifolia.
Poa nemoralis.
Poa pratensis.
Polystichum filix mas. Roth.
Primula officinalis.
Ranunculus auricomus.
Majanthemum bifolium.
Melandrium rubrum.
Solidago virgaurea.

einzeln:

Aegopodium podagraria.
Anthriscus silvestris.
Campanula persicaefolia.
* *Galium boreale.*
Geum urbanum.
* *Geum rivale.*
* *Hypericum quadrangulum.*
* *Laserpitium latifolium.*
* *Lathyrus pratensis.*
Listera ovata.
Luzula pilosa.
Melampyrum nemorosum.
Milium effusum.
Orobus vernus.
Rubus saxatilis.
* *Veronica chamaedrys.*

Viele von diesen Pflanzen kommen nur steril vor, die mit einem * bezeichneten sind in der Regel steril; unter den übrigen sind oft die sterilen Individuen an Zahl überwiegend.

Zwischen den Baumgruppen, wo das Licht freien Zutritt hat, ist die Vegetation wesentlich hiervon verschieden, wenn

auch mehrere Arten, die unter den Haselsträuchern gut gedeihen, hier noch vorkommen. Eine Bodenschicht aus Moosen ist schön entwickelt, unter diesen sind die wichtigsten *Hylocomium splendens* Br. et Sch., *squarrosum* Br. et Sch. und *triquetrum* Br. et Sch., *Hypnum parietinum* L. und *plumosum* Sw., *Climacium dendroides* WM. Die Gras- und Krautflora ist besonders reich an Arten. Folgende wurden beobachtet:

ziemlich reich bis sehr reichlich:

Achillea millefolium.
Alchemilla vulgaris.
Anemone nemorosa.
Centaurea jacea.
Chrysanthemum leucanthemum!
Heracleum sibiricum.
Helianthemum chamaecistus.
Linum catharticum!
Orchis mascula.
Orchis sambucina!
Convallaria majalis.
Galium verum!
Geranium sanguineum.
Plantago lanceolata.
Potentilla erecta!
Primula officinalis.

zerstreut:

Agrostis vulgaris!
Aegopodium podagraria.
Anthoxanthum odoratum!
Arenastrum pratense!
„ *pubescens!*
Calamagrostis epigejos!
Carex capillaris!
„ *muricata!*
Festuca ovina.
Fragaria vesca.
Galium boreale.
Geranium silvaticum.
Hypericum quadrangulum.
Hypochaeris maculata!
Laserpitium latifolium.
Luzula pilosa.
„ *campestris.*
Melampyrum nemorosum.
Polygonum viviparum!
Potentilla verna!
Ranunculus acer.
„ *polyanthemos.*
Spiraea filipendula!
Sesleria coerulea!
Trichera arvensis!
Trifolium pratense!

spärlich:

Anemone hepatica.
Briza media!
Carex glauca!
„ *pallescens!*
Geum rivale.
Hieracium pilosella!
Listera ovata.
Melampyrum nemorosum.
Polygala vulgare!
Prunella vulgaris.
Rhinanthus minor!
Rumex acetosa!
Veronica chamaedrys.
„ *officinalis.*
Viola canina.

einzeln:

Botrychium lunaria Sw.!
Campanula persicaefolia.
„ *trachelium.*
Deschampsia caespitosa!
Hieracium dubium!
„ *vulgatum.*
Lathyrus pratensis.
Platanthera bifolia!
Ranunculus auricomus.
Silene nutans.
Trisetum flavescens.

Viele oder sogar die meisten Pflanzen, die die Vegetation unter den Haselsträuchern bilden, trifft man an den sonnenoffenen Teilen wieder, einige, besonders verschiedene Gräser, die für die Wiesenvegetation ganz und gar charakteristisch sind, treten hier hinzu. Arten, die keine Schattenformen bilden und bloß in den lichtoffenen Teilen vorkommen, sind mit einem ! ausgezeichnet.

Die Pflanzen an den verschiedenen Standorten zeigen immer eine Veränderung in der Exposition der Blattscheiben gegen das

Licht. Die flachen, ebenen, horizontal ausgebreiteten Assimilationsorgane im Schatten der Haselsträucher verändern an den mehr sonnenoffenen Partien ihr Aussehen sehr; sie werden wellenförmig gebogen, buckelig und zuweilen tütenförmig zusammengezogen, so bei *Convallaria majalis*. Die horizontal ausgebreiteten Blätter von *Geranium sanguineum* werden durch Biegung des obersten Teiles des Blattstieles in die Vertikallinie gestellt, die Blätter von *Mercurialis perennis* werden etwas zusammengebogen und gerade aufgerichtet. Es sind diese Pflanzen nach der Wiesner'schen Terminologie mit (Wiesner VIII) photometrischen Blättern versehen, in der Sonne panphotometrisch, im Schatten euphotometrisch. Es gibt in diesen Laubwiesen viele Pflanzen, die man sonst wohl selten an sonnenoffenen Plätzen antrifft, die hier jedoch sehr leicht an offeneren Stellen fortkommen und mehr oder minder gut gedeihen. Unter diesen verdienen folgende hervorgehoben zu werden:

Dentaria bulbifera.
Mercurialis perennis.
Milium effusum.
Paris quadrifolia.
Polygonatum multiflorum.

Gewöhnlich erreichen sie an solchen Plätzen ihre völlige Entwickelung, weisen Blüten und reife Früchte auf, in den warmen, heißen Sommern 1899 und 1901 aber vertrockneten sie anfangs Juli früher als die im Schatten lebenden, ohne Frucht ausgebildet zu haben. Ähnlich verhalten sich auch einige andere, die im mittleren Schweden gewöhnlich an schattigen oder etwas feuchten Plätzen gedeihen, welche aber weiter im Norden gern an sonnenoffenen und trocknen Standorten auftreten. Unter diesen sind folgende zu nennen:

Convallaria majalis.
Empetrum nigrum.
Majanthemum bifolium.
Myrtillus uliginosa.
Trientalis europaea.

Auf diese Verhältnisse will ich in einem folgenden Kapitel näher eingehen.

Auf gutem Boden erreicht die Schattenflora unter den Bäumen eine schöne Entwickelung durch das massenhafte Auftreten von *Allium ursinum*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum multiflorum*, *Milium effusum*, *Orobus vernus* u. a.; auf mageren Bodenarten besteht sie zum größten Teil aus Schattenformen von sonst in der Sonne gut gedeihenden Pflanzen (siehe übrigens Tafel V—VII).

Die offenen Partien zwischen den Baum- und Strauchgruppen erreichen zuweilen eine ziemlich große Ausdehnung und man kann hierbei oft von kleinen Wiesen sprechen. Die daselbst vorkommenden Arten sind jedoch der Hauptsache nach dieselben, wie in der soeben geschilderten Formation; ein vollständiges Artenverzeichnis einer solchen Wiese ist übrigens in Kap. IV im Zusammenhang mit den Studien über die Luftfeuchtigkeit mitgeteilt worden (siehe übrigens Tafel VIII).

Diese Art von Laubwiesen, mit reichlichem *Corylus avellana* im Unterholz und einem Niederwald aus ziemlich zerstreut

stehenden, verschiedenartigen Bäumen bestehend, kommen gewöhnlich an frischen, kiesigen Bergabhängen vor; im obersten Teile des Abhanges, wo die Kieslager dünner sind und wo der Boden trockener ist, wird die Laubwiese von anderen Pflanzenvereinen ersetzt. *Myrtillus nigra*, *Calluna vulgaris* gedeihen im oberen Teil des Abhanges, sie werden häufiger, je weiter hinauf man kommt und zuletzt gewinnt *Calluna vulgaris* die Oberhand. Anstatt der reichen, bunten Krautflora findet man dort eine fußhohe, einförmige Schicht aus Zwergsträuchern, hauptsächlich *Calluna vulgaris*, aber auch *Empetrum nigrum*, die zusammen mit *Juniperus communis* eine dichte Decke über dem Boden bilden, sodaß nur wenige Kräuter zur Entwickelung gelangen können. Hier und da stehen einige verkümmernde Individuen von Laubbäumen mit dürren, von grauen Flechten eingehüllten Zweigen, besonders ist hier der Haselstrauch häufig; über die Heidekrautdecke erheben sich bloß einige schwach belaubte Zweige, die meisten sind schon tot und vertrocknet. Biegt man das dicht stehende Heidekraut zurück, so findet man einige der Pflanzen der Laubwiese wieder, die hier in schlanken Formen emporsprossen. Der Boden wird teils mit einer Streu aus modernden Zweigen, Blättern und dergleichen bedeckt, teils mit einem Moosteppich, welcher meist aus *Hypnum parietinum* L., *Hylocomium splendens* Br. et Sch. und *triquetrum* Br. et Sch. gebildet wird.

Die Krautflora ist arm, jedoch ziemlich artenreich. An einer derartigen Lokalität wurden z. B. folgende Pflanzen aufgezeichnet:

spärlich:

Convallaria majalis. | *Myrtillus nigra.*

einzeln:

Anthoxanthum odoratum.	*Polygala vulgare.*
Arenastrum pubescens.	*Polygonatum officinale.*
Festuca ovina.	*Polystichum filix mas* Roth.
Geranium sanguineum.	*Potentilla erecta.*
Helianthemum chamaecistus.	*Silene nutans.*
Laserpitium latifolium.	*Trientalis europaea.*
Melampyrum nemorosum.	*Trifolium flexuosum.*
„ *pratense.*	*Vaccinium vitis idaea.*
Melica nutans.	*Veronica chamaedrys.*
Poa pratensis.	

Dieselben Verhältnisse findet man an solchen Lokalitäten oft wieder und so weit sich meine Untersuchungen erstrecken, verbreitet sich hier die Heideformation auf Kosten der Laubwiese, hierbei scheint auch das Weiden des Viehes eine große Rolle zu spielen. Eine andere Auffassung hegt O. Bergroth (1 pag. 38) betreffs gleichartiger Formationen in den Scheeren zwischen Åland und Åbo; er nimmt an, daß sich die Laubwiese allmählich über den von der Heideformation bewachsenen Boden ausbreitet, was mir etwas unwahrscheinlich erscheint. Die von ihm (pag. 35—36) näher besprochenen Eichen dürften wohl kaum als Pioniere der Laubwiesen angesehen werden können, eher sind

sie als Relikten zu betrachten, wenn sie nicht etwa gar nur durch einen Zufall da gewachsen sind.

Da, wo der Boden sehr steinig und trocken wird, erhält die Vegetation ein völlig abweichendes Aussehen, obgleich die meisten Arten der Laubwiese auch hier auftreten. Statt der Art *Corylus avellana* spielt hier *Juniperus communis* die Hauptrolle. An den kleinen, sonnigen, windgeschützten Abhängen der Gebirge der Scheeren erreicht der Wacholder oft eine bedeutende Höhe, zwei bis drei Meter, zuweilen noch mehr. Zusammen mit *Juniperus* wachsen auch hier mehrere von den Sträuchern, die einen bedeutenden Anteil der Laubwiesenvegetation ausmachen, und die meisten Kräuter von dort findet man hier auch wieder. Als ein gutes Beispiel einer solchen Formation will ich folgende Aufzeichnung von einem Bergabhang im südöstlichen Teil von Skabbholmen mitteilen.

Das Dickicht besteht aus folgenden Arten:

reichlich:

Juniperus communis.

spärlich:

Lonicera xylosteum.
Ribes alpinum.
Rosa glauca v. lateralis Mattss.
Sorbus aucuparia.

einzeln:

Cotoneaster integerrimus.
Daphne mezereum.
Prunus padus.
Rhamnus cathartica.

Über das Gebüsch erheben sich einige Bäume, nämlich *Picea excelsa*, *Pinus silvestris*, *Sorbus aucuparia*, *Betula alba* und niedrigere Exemplare von *Fraxinus excelsior.*

Die Gras- und Krautvegetation bestand aus folgenden Arten:

reichlich:

Convallaria majalis.
Geranium sanguineum.
Rubus saxatilis.

ziemlich reichlich:

Melampyrum nemorosum.
Myrtillus nigra.
Trifolium pratense.

zerstreut:

Achillea millefolium.
Agrostis vulgaris.
Anthoxanthum odoratum.
Briza media.
Calluna vulgaris.
Deschampsia flexuosa.
Galium boreale.
„ *verum.*
Linum catharticum.
Spiraea filipendula.
Veronica chamaedrys.

spärlich:

Arenastrum pratense.
Clinopodium vulgare.
Dactylis glomerata.
Dentaria bulbifera.
Fragaria vesca.
Hypericum quadrangulum.
Laserpitium latifolium.
Linaria vulgaris.
Luzula pilosa.
Origanum vulgare.
Pimpinella saxifraga.
Plantago lanceolata.
Poa pratensis.
Polygonatum officinale.
Primula officinalis.
Sedum maximum.
Solidago virgaurea.
Veronica officinalis.
Vicia silvatica.

einzeln:

Agrimonia eupatoria.
Arrhenatherum elatius.
Calamagrostis epigejos.
Campanula rotundifolia.
Carex muricata.
Cerastium vulgare.
Euphrasia stricta.
Festuca ovina.
Geranium silvaticum.
Hieracium pilosella.
Hypericum perforatum.
Hypochaeris maculata.
Lathyrus pratensis.
Melica nutans.
Milium effusum.
Polygonatum officinale.
Polystichum filix mas Roth.
Potentilla verna.
Silene nutans.
Vaccinium vitis idaea.
Vicia cracca.
Viscaria viscosa.

Der Boden wird von einem ziemlich dichten Moosteppich bedeckt, bestehend hauptsächlich aus den Arten:

Aulacomnium palustre Schw.
Brachythecium albicans Br. et Sch.
Bryum roseum Schreb.
Hylocomium triquetrum Br. et Sch.
Hypnum parietinum L.
Mnium cuspidatum H.
Dicranum scoparium H.
Hylocomium splendens Br. et Sch.
„ *squarrosum* Br. et Sch.
Thujidium recognitum (Hedw.).
Cladoniae.
Peltigera canina (L).

Auf den Zweigen des Wacholders war die Epiphytenvegetation ziemlich reich entwickelt, obgleich nicht reich an Arten: die wichtigsten waren:

Cetraria juniperina (L).
„ *saepincola* (Ehrh.)
Evernia prunastri (L).
Parmelia ambigua Ach.
„ *physodes.* (L).
„ *olivacea.* (L).

In guten Lagen schließen sich die Wacholder dicht zusammen und bilden ein fast undurchdringliches Dickicht, durch das Beschatten sterben viele Zweige und Zweigsysteme ganz ab. und werden dann mit Flechten eingehüllt, hauptsächlich:

Alectoria jubata (L) > *prolixa* (Ach.).
Cetraria juniperina (L).
Evernia prunastri (L).
Parmelia olivacea (L).
Parmelia physodes (L).
Ramalina calicaris (L). * *farinacea* (L).
Usnea barbata (L).

Die untersten Teile der sehr groben Stämme waren mit einer ziemlich reichen Moos- und Flechtenvegetation bedeckt.

Cladoniae.
Hylocomium splendens Br. et Sch.
„ *triquetrum* Br. et Sch.
Hypnum crista castrensis L.
„ *parietinum* L.
Hypnum uncinatum H.
Isothecium myurum Brid.
Ptilidium ciliare N. v. Es.
Radula complanata N. v. Es.

Der Boden wird hauptsächlich von vermodernden Nadeln und Zweigen des Wacholders bedeckt. Moose sind hier sehr spärlich. Zu nennen ist nur *Bryum roseum* Schreb. Im Schatten obengenannter, dichtstehender Sträucher wuchs eine ausgeprägte Humusflora, aus:

Mercurialis perennis (reichlich).
Milium effusum („).
Melica nutans (spärlich).
Luzula pilosa („).
Convallaria majalis (einzeln).
Deschampsia flexuosa (einzeln).
Arenaria trinervia („).
Polygonatum officinale („).
Rubus idaeus („).
Viola riviniana („).

Nach den Beschreibungen Hult's zu urteilen (I pag. 218—221), sind diese Wacholderformationen physiognomisch mit

den Dornstrauchdickichten Südschwedens sehr nahe verwandt. Letztere bestehen aus mehreren dornigen Sträuchern, wie *Crataegus*-Arten, *Prunus spinosa*, *Rubi fruticosi*, *Rosae*, in ihrem Schutz wächst eine reiche Schattenflora, ganz wie in den hier



Fig. 5. Wacholdergebüsch auf Skabbholmen. Über dem Gebüsch erheben sich einige Eschen. Im Vordergrunde eine Wiese mit blühendem *Geranium sanguineum*. Aug. 1902. Auct. foto.

beschriebenen Wacholderformationen. Wie diese stehen sie mit gewissen Formen der Laubwiese in sehr naher Beziehung.

In feuchten Lagen, wo das Wasser von umgebenden Gebirgen oder von höher liegenden Kieslagern herumsickert, und in kleinen flachen Einsenkungen im Boden bekommt die wiesenartige Vegetation zwischen den Baumgruppen ein abweichendes Aussehen. Die zahlreichen Kräuter treten hier zurück, anstatt ihrer nehmen einige Gräser an Zahl bedeutend zu, unter ihnen sind *Sesleria coerulea*, *Molinia coerulea*, *Agrostis canina*, *Carex panicea* die wichtigsten.

Als Beispiel einer derartigen schönen und artenreichen Formation wird folgende Aufzeichnung von Tjockö mitgeteilt. Die Laubwiese liegt in einem kleinen Tal, das gegen den Strand hin schwach abschüssig ist. Auf der Wiese stehen kleine Baumgruppen, aus *Alnus glutinosa*, *Betula odorata*, *Picea excelsa*, *Corylus avellana*, *Fraxinus excelsior*, *Viburnum opulus* und *Juniperus communis* bestehend.

Die Kraut- und Grasvegetation weist folgende Arten auf:

sehr reichlich:

Carex capillaris.	*Sesleria coerulea.*
„ *panicea.*	

ziemlich reichlich bis reichlich:

Agrostis canina.	*Convallaria majalis.*
Carex fulva.	*Molinia coerulea.*

spärlich:

Achillea millefolium.	*Polygala amarellum.*
Carex pulicaris.	„ *vulgare.*
Centaurea jacea.	*Polygonum viviparum.*
Festuca ovina.	*Potentilla erecta.*
Galium boreale.	*Primula farinosa.*
„ *uliginosum.*	*Rubus saxatilis.*
Geum rivale.	*Spiraea ulmaria.*
Linum catharticum.	• *Selaginella spinulosa* A. Br.
Myrtillus uliginosa.	*Vicia cracca.*

einzeln:

Carex dioica.	*Ranunculus auricomus.*
„ *pallescens.*	*Rumex acetosa.*
Ranunculus acer.	

Der Boden war teils mit den vermodernden Blättern von *Sesleria* und den *Carex*-Arten, teils mit einer Moosdecke gut bedeckt, aus:

Acrocladium cuspidatum L.	*Climacium dendroides* WM.
Amblystegium aduncum (L).	*Hylocomium triquetrum* Br. et Sch.
„ *vernicosum* (Lindb.)	

In den flachen Depressionen entwickeln sich oft die *Sesleria*-wiesen aus sehr hydrophilen Formationen; wo sich das Wasser bei regnerischem Wetter noch ansammelt, findet sich Rasen aus *Carex*-Arten bestehend; auch als Beispiel einer solchen Formation wird folgende angeführt:

sehr reichlich:

Carex stricta.	*Carex vesicaria.*

reichlich:
Mentha arvensis.

spärlich:

Caltha palustris.
Galium palustre.
Lythrum salicaria.
Naumburgia thyrsiflora.
Polygonum amphibium.
Potentilla anserina.

einzeln:
Lycopus europaeus.

Der Boden ist nackt, bloß hie und da mit einem kleinen Lebermoos bedeckt. Diese Formation geht allmählich in eine andere über, in welcher wir eine geschlossene Moosdecke haben. und welche hauptsächlich *Amblystegium giganteum* (Sch.) De N. und *stramineum* (Dicks.) De N. birgt. Einige der Pionierpflanzen finden sich auch hier noch, wie *Polygonum amphibium*, *Mentha arvensis*. *Naumburgia thyrsiflora*, *Galium uliginosum*, einige neue treten hinzu wie *Agrostis canina*. *Calamagrostis neglecta*, zu diesen gesellt sich bald *Carex panicea*, welche Art sich im Vereine mit *C. Goodenoughii* stark ausbreitet und bald den wichtigsten Teil der Vegetation ausmacht. In die *Carex panicea*-Formation dringt allmählich *Molinia coerulea* ein und schließlich auch *Sesleria coerulea*, sodaß zuletzt eine *Sesleria*-Wiese die Depression einnimmt. Je nach den ungleichen Bedingungen, z. B. Tiefe des Wassers, kann sich die Entwickelung etwas ungleich gestalten, besonders variiert hiernach die Zusammensetzung der ersten Formation; dieses dürften jedoch die Hauptzüge im Entwickelungsgang der Vegetation sein. In sehr tiefen Depressionen entsteht gewöhnlich ein Sumpf mit Laubbäumen, *Alnus glutinosa*, *Betula odorata*, *Fraxinus excelsior* und einer Untervegetation aus *Carex vesicaria*, *Lysimachia vulgaris* u. a.

Die *Sesleria*-Wiese, in dieser Weise entstanden, wächst immer auf einem torfartigen Boden, der oft auf Sand und Lehm ruht. *Alnus glutinosa*, zuweilen auch andere Sträucher, schießen in diesen Wiesen oft in kleinen Gruppen empor, infolge des Schattens und des reichlichen Laubfalls verschwinden die Gräser und Kräuter und allmählich entsteht ein Erlengebüsch, und mit der Zeit können dort wahrscheinlich noch mehrere Laubbäume, wie Esche, Eberesche u. a. m. aufkeimen. Einen ähnlichen Entwickelungsgang der Vegetation an feuchten Standorten hat Sernander (I pag. 20) aus Gotland mitgeteilt; auch hier geht die *Sesleria*-Wiese zuletzt in einen Laubwald oder in einen Wald aus Birke und Kiefer über.

Die gegebene Schilderung gibt ein gutes Bild von der sehr großen Mannigfaltigkeit der Laubwiesenvegetation. Streng genommen dürfte man vielleicht bloß die Wiesen mit den kleineren oder größeren Beständen aus Esche, Ahorn, Mehlbeerbaum und Espe mit Unterholz aus Hasel- und anderen Sträuchern als Laubwiesen bezeichnen, aber da es alle möglichen Übergänge von diesem Typus zu den Eschenhainen auf der einen Seite und den Wacholdergebüschen auf der anderen gibt, und da die meisten

Arten gemeinsam sind, so scheint es mir für diese Untersuchung am zweckmäßigsten zu sein, alle diese Varianten unter einem gemeinsamen Namen zusammenzufassen. Es mag die Aufgabe einer physiognomischen Schilderung der schwedischen Laubwiesen sein, hier besondere Pflanzenvereine mit größerer geographischer Ausbreitung abzugrenzen.

Bei der nun folgenden Einteilung habe ich in erster Linie die ökologischen Verhältnisse in Betracht gezogen und die typischen verschiedenen Standorte der Laubwiesen zu unterscheiden versucht; verschiedene kleinere Pflanzenvereine, die durch ihre Entwickelung historisch nahe miteinander verknüpft sind, sind aus praktischen Gründen für diese Untersuchung getrennt worden.

1. Der Eschenhain. Charakterpflanzen: Die Esche, *Mercurialis perennis*, *Allium ursinum*. In dieser Form nähert sich die Laubwiese der Vegetation der Haintälchen (siehe Fig 4 und Tafel IV).

2. Der Haselhain. Die Esche und andere Laubbäume finden sich hier auch wieder und sind hier ziemlich verbreitet. Der Haselstrauch ist eigentlich die dominierende Pflanze. Unter den Haselsträuchern findet man nur auf gutem Boden eine üppige Schattenflora, oft nur eine zerstreute Bodenvegetation aus Schattenformen von sonst auch an sonnenoffenen Standorten gut gedeihenden Pflanzen (s. Taf. V—VII.)

3. Das Wacholdergebüsch. Kommt an sonnenoffenen, steinigen, trockenen Abhängen vor. Schattenpflanzen sind dieselben wie in der eigentlichen Laubwiese, oft sehr ausgeprägte Humuspflanzen wie *Mercurialis perennis*, *Milium effusum* u. a. (Fig. 5).

4. *Geranium silvaticum*-Wiesen. Nehmen gewöhnlich die offenen Partien zwischen den Baumgruppen an frischen Standorten ein. Charakterpflanzen: *Geranium silvaticum*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Primula officinalis*, *Orchis mascula*, *O. sambucina*.

5. *Sesleria*-Wiesen. Dieselben ersetzen *Geranium silvaticum*-Wiesen in etwas feuchten Lagen auf torfartigem Boden. Charakterpflanzen *Sesleria coerulea*, *Molinia coerulea*, *Carex panicea*, *C. dioica*, *C. pulicaris*, *Primula farinosa*, *Selaginella spinulosa* A. Br.

6. *Geranium sanguineum*-Wiesen. Nehmen die offenen Felder zwischen den Wacholdersträuchern ein und können auch ausgedehntere Wiesen bilden. Charakterpflanzen *Geranium sanguineum*, oft auch *Trifolium montanum*, *Deschampsia flexuosa*. Wo die Haselhaine an trockenen Abhängen entwickelt sind, wird oft *Geranium sanguineum* an offenen Plätzen die Charakterpflanze.

Hinsichtlich der Untervegetation den vorhergehenden Wiesen nahestehend sind die Fichtenwälder und die kleinen Fichtenbestände, die hier und da auf der Laubwiese emporwachsen.

Espen- und Birkenhaine mit einer schwachen oder zuweilen gar keiner Strauchvegetation kommen hier und da, besonders in der Nähe von den Dörfern vor, sie beherbergen keine besonders charakteristischen Pflanzen, und ich habe darum in meinen Studien diese Pflanzenvereine nur wenig berücksichtigt.

Sernander (I. p. 102—103, II. p. 102—106, III. p. 10) betrachtet die Laubwiese als eine Schlußformation, das heißt, sie wird von keiner anderen, jetzt lebenden Pflanzenformation Schwedens verdrängt, wenn sie sich selbst überlassen wird. Indessen finden wir, daß das Weiden des Viehs gefahrbringenden Einfluß auf den Weiterbestand der Laubwiese ausübt. Die Kräuter und Gräser nehmen dadurch an Zahl ab, die zarten Keimpflanzen der Laubbäume werden verzehrt, und die Moose verbreiten sich mehr und mehr. In dem feuchten Moosteppich findet die Fichte ein geeignetes Keimbett und verdrängt allmählich durch ihren Schatten die lichtbedürftigen Laubbäume. Ein Eindringen der Fichte ohne Mitwirken des Viehes kommt auch vor; in alten Beständen von Haselsträuchern keimt nämlich die Fichte gern und kann dadurch die anderen Bäume verdrängen, aber dies scheint nach Sernander nicht von größerer Bedeutung zu sein. Anderer Meinung ist Nilsson betreffs der Laubwiesen auf Ombärg (I. p. 198). Nach ihm kann die Fichte ohne jedwede Mitwirkung des Menschen allmählich die alte Vegetation in den Laubwiesen verdrängen; zuerst entstehen Nadelwälder mit einer reichen Untervegetation von vielen Kräutern und Gräsern, ohne oder mit nur sehr spärlicher *Myrtillus nigra*, und diese abiegna herbida gehen schließlich in die gewöhnlichen abiegna hylocomiosa über.

Die von Sernander und Nilsson geschilderten Verhältnisse findet man in den Laubwiesen der Scheeren an vielen Punkten wieder; wo die Gras- und Krautvegetation durch starkes Weiden dünner geworden ist und die Moose sich ausgebreitet haben, tritt die Fichte als ein fremdes Element in die Formation ein, und allem Anschein nach geht die Entwickelung in der Richtung, daß ein Nadelwald zuletzt die Laubwiesenvegetation verdrängt. Die Beschaffenheit des Bodens ist dabei auch von Bedeutung, denn auf magerem scheint das Vordringen der Fichte schneller als auf gutem, nahrungsreichem vor sich zu gehen. Wie Sernander angibt, kann die Fichte auch in den alten Haselstrauchbeständen ein geeignetes Keimbett finden, wobei jedoch die Entwickelung bedeutend langsamer vorsichgeht.

In der Physiognomie vieler Laubwiesen tritt der stetige Wechsel von offenen Wiesen und kleinen Beständen aus Laubbäumen und Sträuchern sehr hervor, was auch diesem Pflanzenverein den Namen gegeben hat. In dieser Hinsicht hat die Laubwiese eine große Ähnlichkeit mit der Parklandschaft in Ostsibirien, im Amurland, auf Sachalin und auf Kamtschatka; viele photographische Aufnahmen und Vegetationsansichten von diesen Gegenden könnten ganz gut Laubwiesen vorstellen. Die

Parklandschaft gehört bekanntlich einem ganz anderen Klimatypus an, als dem unsrigen in Schweden, sie findet sich nämlich da, wo trockene Winter und regenreiche Sommer sind. Das eigenartige Gepräge der Laubwiesen dürfte in vielen Fällen völlig urwüchsig sein, wenn auch der Mensch, da diese Pflanzen-Formationen sehr gute Weideplätze abgeben, durch Räumen den Baumwuchs oft zurückgehalten haben dürfte. Viele Pflanzen nämlich, welche wahrscheinlich zusammen mit der Eiche in Schweden eingewandert sind und ausgesprochen lichtliebend sind, sogar schon schwachen Schatten vermeiden, haben allem Anschein nach in den Laubwiesen ihre natürlichen, urwüchsigen Standorte; unter ihnen mögen folgende genannt werden: *Cynosurus cristatus*, *Dianthus deltoides*, *Hypericum quadrangulum*, *Spiraea filipendula*. Das Vorkommen dieser und anderer Pflanzen an offenen, von wiesenähnlicher Vegetation eingenommenen Partien scheint mir eine Stütze dafür zu sein, die Physiognomie der Laubwiesen in vielen Fällen als natürlich anzusehen.

Die Frage über das ursprüngliche Aussehen der Laubwiesen, ebenso auch viele andere Fragen betreffs der europäischen, von der Kultur stark beeinflußten Vegetation dürfte dadurch am besten zur Lösung kommen, daß man einige geeignete Pflanzenformationen sich auf längere Zeit selbst überließe, um dabei ihre Entwickelung genau zu studieren.

Zuletzt wird hier eine kurze Beschreibung über die Verteilung der Pflanzenformationen auf der Stationsinsel Skabbholmen angebracht sein. Die Insel ist ziemlich lang, mit der größten Streckung S-N., der Abstand vom Süd- bis zum Nordende beläuft sich auf 1100 m, und die größte Breite auf 275 m; der ganze Flächeninhalt beträgt ungefähr 21 Hektar. Der höchste Punkt der Insel liegt im Südosten und zwar nach einer Messung mittels Elfving's Spiegel 7 m über dem Meeresniveau. Am Ufer tritt an einigen Punkten der feste Berggrund hervor, sonst ist alles von Kiesablagerungen bedeckt, die wiederum in einigen Senkungen von Lehm und feinem Sand überlagert sind. Der Kies besteht größtenteils aus Sandsteinstücken, die mit dem Eis von Gästrikland hierhergekommen sind und zuweilen nicht unbeträchtlich viel Feldspat enthalten, in einigen von A. Hamberg gütigst mikroskopisch untersuchten Proben fanden sich 10 bis 20 Prozent Kalifeldspat; gegen 50 bis 60 Prozent vom Kies dürfte aus Sandsteinstücken bestehen. Wichtig ist das Vorkommen von Kalkgesteinen, die jedoch mehr zerstreut im Kies liegen, sodaß ihr Kalkgehalt mehr unbeträchtlich ist; trotz vieler Versuche ist nur ein einzigesmal ein schwaches Aufbrausen beim Probieren mit Salzsäure wahrgenommen worden, gleichwohl ist die Insel überaus reich an *Orchideen*, besonders an *Orchis mascula* und *sambucina* [1])

[1]) Nach Hilgard (I. p. 186—187) zeigt Sandboden schon bei 0,15 Prz. Kalkwuchs, leichter Lehmboden etwa bei 0,24 Prz. und überhaupt jeder

Im übrigen besteht der Kies aus anderen, für die Vegetation mehr oder weniger wichtigen Gesteinen, nämlich Granit, Gneis, Pegmatit, Diorit und Kvartsit.

Es kommt auf der Insel eine beträchtliche Reihe von Pflanzenvereinen vor, über die Ausbreitung derselben gibt die beigegebene Skizze eine Vorstellung.

1. Strandwiesen auf Lehm- und Dyboden.

2. Ufervegetation auf Kies.

3. Ufervegetation auf Sand. Charakterpflanzen: *Cirsium arvense*, *Elymus arenarius*.

4. Ufervegetation auf Tangbetten. Charakterpflanzen: *Triticum repens*, *Angelica silvestris v. major*, *Anthriscus silvestris*, *Potentilla anserina*.

5. Erlengebüsch (p. 324–325).

6. Eschenhaine (p. 325–327).

7. Haselhaine (pag. 329–331).

8. *Geranium silvaticum*-Wiesen (p. 330).

9. *Sesleria*-Wiesen (pag. 336, 338).

10. Trockene Wiesen.

11. Espenhain. Vorkommen von vielen Pflanzen der Laubwiesenvegetation.

12. Fichtenbestände. Viele Kräuter der Laubwiesen. *Pyrola uniflora*.

13. Wacholdergebüsch (pag. 333–334).

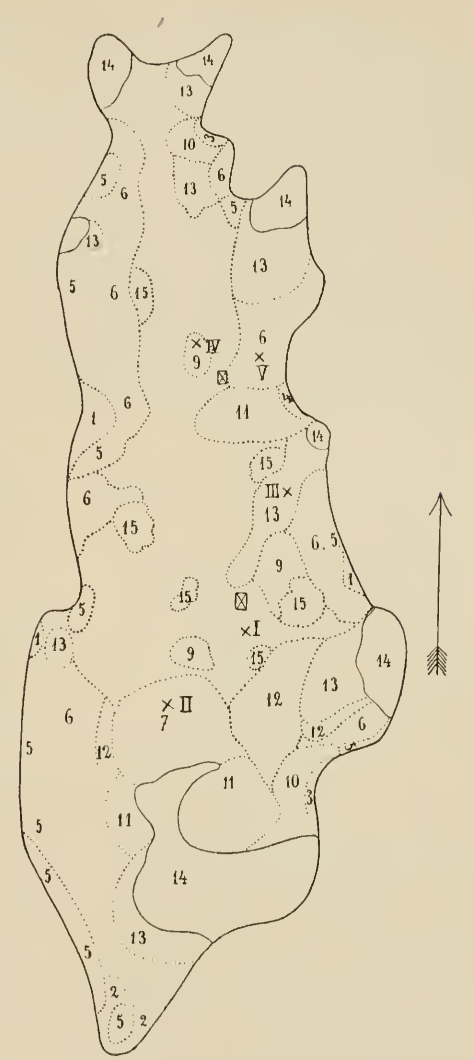


Fig. 6. Croquis über die Verbreitung der Pflanzenformationen auf der Insel Skabbholmen. Die römischen Ziffern geben die Punkte an, wo Luftfeuchtigkeitsbeobachtungen in der Pflanzendecke gemacht worden sind, die arabischen geben die Pflanzenformationen an. Die weiße Partie in der Mitte der Insel ist von lückigen Eschenhainen eingenommen.

Boden, dessen Kalkgehalt über 0,75 Prz. geht, zeigt Kalkwuchs, und wenn der Gehalt auf 2,0 Prz. steigt, scheint das Maximum der speziellen Wirkung erreicht zu sein. Ein Gehalt von 2 Prz. bewirkt Aufbrausen beim Zusatz von Säuren.

14. Felsenformationen. Hauptsächlich *Calluna vulgaris* mit Untervegetation aus höheren Flechten. Hier und da kleine Felsenmoore mit *Betula odorata*, Kiefer, Fichte, *Carex canescens*, *Eriophorum vaginatum*. Am Wasserrande viele Halophyten wie *Matricaria inodora* * *maritima*, *Glyceria distans* β *pulvinata*. In der Nähe des Espenhains *Geranium lucidum*, *Viola tricolor* und *Geranium molle*.

15. Sumpfformationen (pag. 336—337).

Das folgende Verzeichnis enthält die Phanerogamen und Gefäßkryptogamen auf der Insel Skabbholmen. Die beigefügten Ziffern geben an, in welchen Formationen die Pflanzen nach meinen Aufzeichnungen vorkommen. Die *Rosa*-Arten sind vom Pfarrer L. P. R. Mattsson gütigst bestimmt worden, und die *Euphrasia*-Hybriden von Amanuensis H. Dahlstedt untersucht worden.

Acer platanoides L. 6.
Achillea millefolium L. 6. 7. 8. 9. 10, 11, 13.
Actaea spicata L. 6, 7, 12.
Adoxa moschatellina L. 7.
Agrimonia eupatoria L. 13.
Agrostis canina L. 9, 15.
„ *stolonifera* L. 1.
„ „ v. *maritima* (Lam.) Murb. 2. 14.
„ *vulgaris* With. 8, 9, 11, 13.
Alchemillia vulgaris L.
„ * *filicaulis* (Bus.) 9.
„ * *pastoralis* (Bus.) 8, 10, 13.
„ * *pubescens* (Lam.) 10, 11.
Allium oleraceum L. 8, 11.
„ *schoenoprasum* L. 14.
„ *scorodoprasum* L. 6.
„ *ursinum* L. 6, 7.
Alnus glutinosa (L.) Gärtn. 5, 6, 11, 15.
Alnus glutinosa × *incana* (L.) Willd. 6.
Alopecurus pratensis L. 1.
„ *ventricosus* Pers. 1, 2.
Angelica officinalis (Hoffm.) *f. littoralis* (Fr.) 2.
Angelica silvestris L. 5. 9.
„ „ v. *major* Hn. 5.
Anemone hepatica L. 6, 7. 8, 11, 12, 13.
Anemone nemorosa L. 6, 7. 8. 12, 13.
Antennaria dioica (L.) Gärtn. 8, 9, 13.
Anthoxanthum odoratum L. 8, 10, 11, 13.
Anthriscus silvestris (L.) Hoffm. 6, 7, 8, 11, 13.
Arabis hirsuta (L.) Scop. 8.
„ *thaliana* L. 8.
Arenaria trinervia L. 6, 12, 13.
Arrhenatherum elatius (L.) M. et K. 11, 13.
Artemisia vulgaris L. 2.
Aster tripolium L. 1, 2.
Asplenium septentrionale Hoffm. 14.
„ *filix femina* Bernh. 7.
Avenastrum pratense (L.) Jessen 8, 10, 11, 13.
Avenastrum pubescens (Huds.) Jessen 8.

Baldingera arundinacea (L.) Dum. 2.
Berberis vulgaris L. 6, 7, 11.
Betula odorata Bechst. 11, 13.
„ *verrucosa* Ehrh. 6, 11.
Botrychium lunaria Sw. 8.
Brachypodium pinnatum (L.) PB. 6.
Briza media L. 8, 9, 10, 11. 13.

Calamagrostis arundinacea (L.) Roth 6.
„ *epigejos* (L.) Roth 6, 8, 9, 11. 13.
Calamagrostis neglecta Ehrh. 1, 2, 15.
Calluna vulgaris L. 9, 13, 14.
Caltha palustris L. 15.
Campanula glomerata L. 6.
„ *persicaefolia* L. 7, 8, 13.
„ *rotundifolia* L. 8. 10, 11, 13.
Cardamine hirsuta L. 3.
„ *pratensis* L. 9.
Carex canescens L. 14.
„ *capillaris* L. 9.
„ *caespitosa* L. 2, 15.
„ *digitata* L. 8. 13.
„ *dioica* L. 9.
„ *distans* L. 2.
„ *disticha* L. 15.
„ *echinata* Murr. 6.
„ *flava* L. 9.
„ *flava* L. × *Oederi* (Ehrh.) Hoffm. 15.

Carex glauca Murr. 8, 9.
„ *Goodenoughii* J. Gay. 9, 15.
„ *hornschuchiana* Hoppe 8.
„ *leporina* L. 9.
„ *muricata* L. 8. 13.
„ *Oederi* (Ehrh.) Hoffm. 15.
„ *pallescens* L. 8, 9.
„ *panicea* L. 9, 15.
„ *pilulifera* L. 8.
„ *pulicaris* L. 9.
„ *stricta* Good 15.
„ *teretiuscula* Good. 15.
„ *vesicaria* L. 15.
Centaurea jacea L. 6, 10, 11.
Cerastium vulgare Hn. 8, 13.
Chrysanthemum leucanthemum L. 8.
Cirsium arvense (L.) Scop. 3. 4.
„ *heterophyllum* (L.) All. 7, 8. 9, 13.
Cirsium lanceolatum (L.) Scop. 4. 12.
„ *palustre* (L.) Scop. 15.
Clinopodium vulgare L. 8, 11. 13.
Comarum palustre L. 15.
Convallaria majalis L. 6. 7, 8. 11, 12. 13.
Corydalis intermedia (L.) P. M. E. 6, 7.
Corydalis laxa Fr. 6, 11.
Corylus avellana L. 7, 11.
Cotoneaster integerrimus Medik. 11.13.
Crataegus monogyna Jacq. 6.

Dactylis glomerata L. 6, 7, 8. 10. 11, 13.
Daphne mezereum L. 6, 7, 8, 11. 12, 13.
Dentaria bulbifera L. 7, 8, 12. 13.
Deschampsia bottnica (Wg.) Trin. 2.
„ „ (Wg.) Trin. × *caespitosa* (L.) P. B. 2.
Deschampsia caespitosa (L.) P. B. 9, 11.
„ *flexuosa* (L.) Trin. 7, 8, 13.
Dianthus deltoides L. 8, 10. 11.
Draba muralis L. 3.
„ *verna* L. 14.

Elymus arenarius L. 3.
Empetrum nigrum L. 13, 14.
Epilobium angustifolium L. 13.
„ *palustre* L. 15.
Equisetum arvense L. 15.
„ *silvaticum* L. 6.
Eriophorum vaginatum L. 15.
Erysimum hieraciifolium L. 3.
Erythraea pulchella Fr. 1. 2.
„ *vulgaris* (Rafn.) Wild. 1, 2.
Euphrasia bottnica Kihlm. 2.
„ *brevipila* Burn. et Gremli 9, 11.
Euphrasia curta Fr. 2.
„ *stricta* Host. 8, 11, 13.
Euphrasia tenuis (Brenn.) Wettst. 2, 8.
„ *brevipila* × *curta*.
„ *brevipila* × *stricta*.

Festuca arundinacea Schreb. 2, 5, 8.
„ *elatior* L. 8.
„ *ovina* L. 8, 9. 11. 13.
„ *rubra* L. 9, 10, 14.
„ „ *f. arenaria* Osb. 2.
Fragaria vesca L. 6. 7. 8, 11. 13.
Fraxinus excelsior L. 5, 6, 7, 11.

Gagea lutea (L.) Ker. 6, 7, 8, 11.
Galeopsis tetrahit L. 4, 12.
Galium boreale L. 5, 6, 8, 9, 10. 11, 13.
Galium mollugo L. 8.
„ *mollugo* × *verum* 8.
„ *palustre* L. 9, 15.
„ *uliginosum* L. 9.
„ *verum* L. 6, 8, 9. 10, 11, 13.
Gentiana amarella L. *α lingulata* C. A. Ag. 8.
Gentiana α lingulata × *α suecica* 8.
„ *campestris* L. *α suecica* Mrb. 8, 10, 13.
Gentiana uliginosa Willd. 2.
Geranium lucidum L. 14.
„ *pusillum* L. 14.
„ *robertianum* L. 6.
„ *sanguineum* L. 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12. 13.
„ *silvaticum* L. 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13.
Geum rivale L. 5, 7, 8, 9, 11, 13.
„ *urbanum* L. 6.
Glaux maritima L. 1, 2.
Glechoma hederacea L. 6, 8.
Glyceria maritima (Huds.) Wahlb. 1, 2.
Glyceria distans (L.) Wahlb. *β. pulvinata* Fr. 14.
Gymnadenia conopea (L.) R. Br. 9.

Helianthemum chamaecistus Mill. 13.
Heracleum * *sibiricum* L. 6, 8, 11, 13.
„ „ *v. angustifolium* Jacq. 8.
Hieracium pilosella L. 8, 9, 10, 11, 13.
„ *rigidum* Hn. 8.
„ *umbellatum* L. 10, 11.
Hierochloa odorata (L.) Wg. 2, 15.
Hippophaë rhamnoides L. 5.
Hippuris vulgaris L. 15.
„ *f. maritima* Hellen. 1.
Hypericum perforatum L. 13.
„ *quadrangulum* L. 8, 11, 12, 13.
Hypochaeris maculata L. 8, 11, 13.

Juncus und bufonius L. 3.
„ *compressus* Jacqu. 14.

Juncus Gerardi 2.
„ *lamprocarpus* Ehrh. 15.
„ *Leérsii* Marss. 15.
Juniperus communis L. 6, 7, 9, 11, 13.

Laserpitium latifolium L. 7, 8, 11, 13.
Lathyrus paluster L. 2.
„ *pratensis* L. 5, 7, 8, 9, 10, 11, 13.
Leontodon autumnalis L. 2, 14.
Linaria vulgaris (L.) Mill. 11, 13.
Linum catharticum L. 9, 10, 13.
Listera ovata (L.) R. Br. 8, 9.
Lithospermum arvense L. 3.
Lonicera xylosteum L. 6, 7, 11, 12, 13.
Luzula campestris (L.) DC. 8, 9.
„ *multiflora* (Ehrh.) Hoffm. 9.
„ *pilosa* (L.) Willd. 6, 7, 8, 9, 11, 12, 13.
Lychnis flos cuculi L. 15.
Lycopodium annotinum L. 13.
„ *selago* L. 13.
Lycopus europaeus L. 15.
Lysimachia vulgaris L. 15,
Lythrum salicaria L. 2, 15.

Majanthemum bifolium (L.) Schmidt 6, 7, 8, 13.
Matricaria inodora L. * *maritima* L. 14.
Melampyrum nemorosum L. 6, 7, 8, 11, 12, 13.
„ *pratense* L. 6, 11, 13.
„ *silvaticum* L. 7, 11.
Melandrium rubrum (Weig.) Garcke 6, 8.
Melica nutans L. 7, 11, 13.
Mentha arvensis L. 9, 15.
Menyanthes trifoliata L. 15.
Mercurialis perennis L. 6, 7, 8, 11, 13.
Milium effusum L. 6, 7, 8, 11, 13.
Molinia coerulea (L.) Mönch 9, 15.
Myosotis collina Hoffm. 3.
„ *palustris* L. 2, 15.
Myrtillus nigra Gilib. 7, 8, 11, 12, 13.
„ *uliginosa* (L.) Drej. 9, 14.

Nardus stricta L. 8, 9, 10, 15.
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichb. 15.

Odontites simplex Krok. 2.
Ophioglossum vulgatum L. 1, 2.
Orchis maculata L. 8.
„ *mascula* L. 6, 8.
„ *sambucina* L. 8, 10, 13.
Origanum vulgare L. 6, 8, 11, 13.
Oxalis acetosella L. 6, 7.

Paris quadrifolia L. 6, 7, 8, 12.
Parnassia palustris L. 2, 15.
Pedicularis palustris L. 15.
Phegopteris dryopteris Fée. 6.
Phleum pratense L. 8.
Phragmites communis Trin. 2, 15.
Picea excelsa (Lam.) Lk. 6, 7, 11, 12, 13.
Pimpinella saxifraga L. 8, 11, 12, 13.
Pinus silvestris L. 12, 13.
Plantago lanceolata L. 8, 9, 10, 13.
„ *major* L. 2.
„ *maritima* L. 2.
„ *media* L. 8.
Plathantera bifolia (L.) Rchb. 8.
„ *montana* (Schmidt) Rchb. fil. 8, 13.
Poa pratensis L. 8, 9, 10, 11, 13.
„ *nemoralis* L. 6, 7, 11, 13.
Polygala vulgare L. 9, 11, 13.
„ *amarellum* Crantz 9.
Polygonatum multiflorum (L.) All. 6, 7, 11.
„ *officinale* All. 8, 11, 13.
Polygonum amphibium L. 15.
„ *aviculare* L. 3.
„ *viviparum* L. 8, 11.
Polypodium vulgare L. 13, 14.
Polystichum filix mas Roth 7, 11, 12, 13.
„ *spinulosum* DC. 6, 12.
Populus tremula L. 11.
Potamogeton gramineus L. 15.
Potentilla anserina L. 4, 5, 15.
„ *argentea* L. 11.
„ *erecta* (L) Dalla Torre 5, 8, 9, 10, 11, 13.
„ *verna* L. 8, 10, 11, 13.
„ *reptans* L. 8.
Primula farinosa L. 9.
„ *officinalis* L. 6, 7, 10, 11, 13.
Prunella vulgaris L. 6, 8, 9.
Prunus padus L. 6, 7, 11, 13.
Pteris aquilina L. 13.
Pyrola rotundifolia L. 11.
„ *uniflora* L. 12.
Pyrus malus L. 6.
„ „ *β mitis* Wallr. 6.

Ranunculus acer L. 6, 8, 9, 10, 13.
„ *auricomus* L. 6, 7, 11.
„ *cassubicus* L. 6, 11.
„ *ficaria* L. 6, 7.
„ *flammula* L. 15.
„ *polyanthemos* L. 11.
Rhamnus cathartica L. 6, 11, 13.
„ *frangula* L. 6.
Rhinanthus major Ehrh. 1, 2.
„ *minor* Ehrh. 8, 9, 13.
Ribes alpinum L. 6, 9, 10, 11, 12, 13.
„ *grossularia* L. 5.
„ *nigrum* L. 5.
Rosa canina L.
„ „ *v. glaucescens* (Desv.) Schz. 6.

Rosa canina v. lutetiana (Lem.) 6, 11.
„ *coriifolia* Fr.
„ „ *v. genuina* (Crép.) Schz. 11, 6.
„ „ *v. silvescens* Mattss. 6.
„ „ *v. vacillans.* Schz. 6.
„ *glauca* Vill.
„ „ *v. decurtata* Mattss. 6.
„ „ *v. genuina* Gren. 11.
„ „ *v. lateralis* Mattss. n. v. 13.
„ „ *v. laevigata* (Winsl.) 11.
„ „ *v. recedens.* Schz. 11.
„ „ *v. virens.* Wg. 6.
„ *mollis* Sm. *v. typica* Schz. *f. nana.* 13.
Rubus caesius L. 5.
„ *caesius* × *idaeus* 8.
„ *idaeus* L. 7, 8, 13.
„ *saxatilis* L. 6, 7, 8, 9, 11, 12, 13.
Rumex acetosa L. 6, 8, 9, 10, 13.
„ *acetosella* L. 14.
„ *crispus* L. 3, 4.

Sagina nodosa (L.) Fenzl. 2, 14.
„ *procumbens* L. 14.
Salix aurita L. 15.
„ *caprea* L. 15.
„ *cinerea* L. 15.
„ *pentandra* L. 15.
Sanicula europaea L. 6.
Saxifraga granulata L. 8.
Scirpus palustris L. 1, 2.
„ *pauciflorus* Lightf. 1.
„ *Tabernaemontani* Gmel. 1.
„ *uniglumis* Link 1.
Scrophularia nodosa L. 7, 11, 13.
Scutellaria galericulata L. 2, 5, 13.
Sedum acre L. 11, 13.
„ *maximum* (L.) Suter 11, 13.
Sesleria coerulea (L.) Ard. 9.
Sieglingia decumbens (L.) Bernh. 8, 9, 10.
Silene nutans L. 8, 10, 11, 13.
Solidago virgaurea L. 7, 8, 9, 11, 12, 13.
Sonchus arvensis L. 4.
Sorbus aucuparia L. 5, 6, 11, 13.
„ *fennica* (Kalm) Fr. 6.
Sparganium minimum Fr. 15.
Spiraea filipendula L. 8, 10, 11, 13.
„ *ulmaria* L. 5, 6, 7, 8, 9, 11.
Stachys palustris L. 4, 5.
„ *silvatica* L. 6.
Stellaria graminea L. 8.

Tanacetum vulgare L. 3, 11.
Taraxacum officinale (Web.) Marss. 11.
„ *v. palustre* (Crépin) Marss 2.
Taxus baccata L. 6.
Thalictrum flavum. L. 5.
Trientalis europaea L. 6, 7, 12, 13.
Trifolium fragiferum L. 2.
„ *flexuosum* Jacqu. 8.
„ *montanum* L. 8.
„ *pratense* L. 8, 9, 11, 13.
„ *repens* L. 8.
Triglochin maritimum L. 1, 2.
„ *palustre* L. 1, 15.
Triticum caninum L. 6, 11.
„ *repens.* L. 4, 8.

Urtica dioica L. 7.
Vaccinium vitis idaea L. 9, 10, 13.
Valeriana officinalis L. 2.
Valerianella olitoria (L.) Poll 3.
Veronica chamaedrys L. 6, 7. 8, 10, 14.
„ *longifolia* L. * *maritima* (L.) 13, 14.
„ *officinalis* L. 8, 10, 13.
„ *scutellata* L. 15.
„ *verna* L. 3.
Viburnum opulus L. 6, 7, 11, 13.
Vicia cracca L. 5, 8, 13.
„ *silvatica* L. 13.
Viola canina L. 8, 9, 10, 11, 13.
„ *hirta* L. 8.
„ *palustris* L. 15.
„ *riviniana* Rchb. 6, 7, 8, 9, 12, 13.
„ *tricolor* L. 14.
Viscaria viscosa (Gil.) Aschers. 8, 10, 11, 13.

Kap. III. Fragestellung und Methodisches.

Bei ökologischen Studien und Forschungen hat man in erster Linie den äußeren und inneren Bau der Pflanzen berücksichtigt; der Aufbau der Sprosse und Sproßsysteme, das Überwintern, die Exposition und anatomische Konstruktion der Assimilationsorgane, die Schutzeinrichtungen gegen zu starke Transpiration, diese und viele andere ähnliche Fragen sind der Gegenstand weitgehender Untersuchungen vieler Forscher gewesen — in

diesem Bereich haben wir schon eine Fülle von Tatsachen und Theorien. Aber wie diese verschiedenen Organisationstypen tatsächlich im Leben der Pflanzen wirken, wie sich die Lebensprozesse unter verschiedenen äußeren Bedingungen abspielen, darüber liegen bloß wenige oder in vielen Fällen gar keine Untersuchungen vor.

Wenn wir auch auf diesem Wege zu ganz schönen Resultaten gekommen sind, viele Eigentümlichkeiten im äußeren und inneren Bau der Pflanzen entdeckt und erklärt worden sind, so leiden doch unsere Forschungen noch immer an einem Mangel, nämlich wir haben bloß eine auf Konstruktion sich stützende Kenntnis, wie die untersuchten äußeren und inneren Organisationen wirken, keine auf Beobachtungen fußende, solange wir nicht das Abspielen der Lebensvorgänge in der Natur verfolgen.

Beim Studium der Laubwiesen kam ich auf den Gedanken, es wäre vielleicht eine lohnende Aufgabe, direkt in der Natur die Lebensvorgänge der Pflanzen zu verfolgen, sich eine, wenn auch sehr dürftige und unvollständige, so doch empirisch gewonnene Vorstellung von den wechselnden, äußeren Faktoren und der variierenden Tätigkeit des Pflanzenlebens zu verschaffen. Es bietet sich auf diesem Gebiet ein reiches, noch unbebautes Feld der Forschungen dar, wobei es ganz unmöglich ist, alle Seiten des großen Problems gleichzeitig zu behandeln. . Unzählig sind die Faktoren, die die Zusammensetzung eines Pflanzenvereins bestimmen, von vielen davon haben wir vielleicht noch keine Ahnung. Schon beim ersten Betrachten und Studieren der Laubwiesen tritt das Licht als ein überaus wichtiger Faktor in den Vordergrund, überall sehen wir die Zusammensetzung der Pflanzendecke und das Aussehen der Gewächse wechseln, je nach variierender Beleuchtung. Andere Faktoren haben wohl auch ihre sehr große Bedeutung, in erster Linie der Boden, und besonders, was die Verbreitung vieler Kräuter und Gräser betrifft, die Art und Beschaffenheit des Humus; ich brauche nur an die Buchenwälder zu erinnern, wo sich unter sehr gleichmäßigen Beleuchtungsverhältnissen die Bodenvegetation ganz verschieden gestaltet, je nachdem der Humus neutral oder sauer reagiert. Auf diesen Faktor jetzt schon einzugehen, ist ein sehr schwieriges Problem, so lange die Humusarten in chemischer Hinsicht so gut wie unbekannt angesehen werden können; erst in letzter Zeit hat man die Frage von pflanzenphysiologischer-experimenteller Seite aufgenommen (Reinitzer I, Möller I, Nikitinsky I), auch ist die Physiologie des Wurzelsystems speziell, was viele für die Ökologie wichtige Fragen betrifft, noch sehr wenig entwickelt. In den Vordergrund der ökologischen Forschungsarbeit, wahrscheinlich als eine Folge des leichteren Behandelns des Problems, wo chemische und physische Erörterungen von minderer Bedeutung sind, ist die Anpassung des Blattes und der Assimilationsorgane, besonders die Schutzeinrichtungen gegen zu starke Transpiration getreten. Eine auf die Physiologie des

Blattes gerichtete Untersuchung hatte also den Vorteil, daß viele Erfahrungen aus diesem Bereich schon vorlagen.

Durch die bekannten Arbeiten Wiesner's (III—VII) hat die Pflanzengeographie kürzlich eine sehr brauchbare Methode erhalten, an verschiedenen Standorten den Lichtgenuß der Pflanzen zu untersuchen. Ich stellte mir daher die Aufgabe, beim Anwenden dieser Methode einige der in der Konstruktion der oberirdischen Organe am tiefsten eingreifenden Lebensvorgänge, nämlich die der Assimilation und Transpiration, zu studieren, gleichzeitig wurde die auf die Transpiration einwirkende Luftfeuchtigkeit an den verschiedenen Standorten genau untersucht. In den durch direkte Beobachtungen gewonnenen Tatsachen hoffte ich daher, ein Material zu besitzen, das sowohl für das Auffassen der Anpassungserscheinungen, als auch für das tiefere Verständnis des Pflanzenlebens der Laubwiesen seinen Wert haben dürfte.

Beim Anfang meiner Untersuchungen wählte ich auf den Laubwiesen besonders solche Standorte aus, welche für das Studium und für die Versuche charakteristisches Material darboten.

Nachdem einige Erfahrung gewonnen war, wurden auch an anderen Plätzen Versuche für den Vergleich angestellt. Die Beobachtungen gingen teils darauf hin, die physikalischen und chemischen Bedingungen dieser Standorte kennen zu lernen, teils einige Lebensvorgänge der da vorkommenden Pflanzen zu studieren. Eine Beschreibung der hierbei angewandten Methoden dürfte jedoch dem Berichte über die gewonnenen Resultate vorangehen müssen.

Es war zur Beurteilung vieler physiologischer Beobachtungen wichtig, Observationsserien über die Temperatur und Feuchtigkeit der Luft aufzustellen. Durch die Güte des Herrn Prof. H. E. Hamberg erhielt ich von der meteorologischen Zentralanstalt in Stockholm die erforderlichen Thermometer, die in einer kleinen Hütte aufgestellt wurden, und zwar von derselben Konstruktion, wie sie bei Hamberg's Unternehmungen über das Einwirken der Wälder auf das Klima Schwedens (II) angewandt worden war. Ebenso erhielt ich einen Regenmesser. Die Beobachtungen wurden, wo möglich, dreimal des Tages gemacht, 8 Uhr Vm. sowie 2 und 9 Uhr Nm. Um die Luftfeuchtigkeit in der Pflanzendecke, also in der Luftschicht, wo die meisten Kräuter und Gräser transpirieren, zu untersuchen, wurde das wenig bekannte, aber für diesen Zweck sehr geeignete Hygrometer von Crova's Konstruktion benutzt.

Eine kurze Beschreibung dieses Instruments dürfte hier angebracht sein. Die umstehende Figur gibt eine Vorstellung über das Aussehen desselben. Der aus blankgeputztem Nickel bestehende Behälter *(gh)* wird mit Äther gefüllt, durch Einblasen von Luft durch den Kautschukschlauch *a* wird die Flüssigkeit verdunstet und werden die Ätherdämpfe durch *b* ausgeführt; hierdurch entsteht die für die Bestimmung des Taupunktes nötige Temperatur, welche nun von dem in das Gefäß *(gh)* gesteckten Thermometer angegeben wird. Durch Saugen mittels eines Kautschukballons wird die zu untersuchende atmosphärische Luft durch das Rohr *c—d*, das durch den Ätherbehälter geht und da blankgeputzte Wände hat, langsam getrieben.

Wenn nun beim Abkühlen der Tau ausfällt, erscheint er als grauschwarzer Überzug an den blanken Wänden. Durch das mattgeschliffene Glas bei *e* und die kleine Linse bei *f* kann man das Innere vom Rohr *f—e* beobachten. Die Temperatur der Luft wird mit einem Schleuderthermometer gemessen und nach dem Bestimmen des Taupunktes ist es leicht, die relative Luftfeuchtigkeit zu berechnen. Dieses Instrument, das 23 cm hoch ist, wurde mitten zwischen die Kräuter und Gräser hineingesteckt, zuweilen unter die Blätter von *Mercurialis perennis*, *Allium ursinum* u. a. ganz versteckt, was also die Bestimmungen gerade in der Luftschicht auszuführen möglich macht, wo die Pflanzen ihre Blätter entwickeln.

Für die Lichtbestimmungen wurde die Wiesner'sche Methode benutzt, von welcher wegen ihrer allbekannten Verwendung eine Beschreibung nicht nötig erscheint. Durch die besondere Güte des Erfinders erhielt ich von ihm die nötigen Vergleichsfarben, wofür ich ihm meinen besten Dank ausspreche.

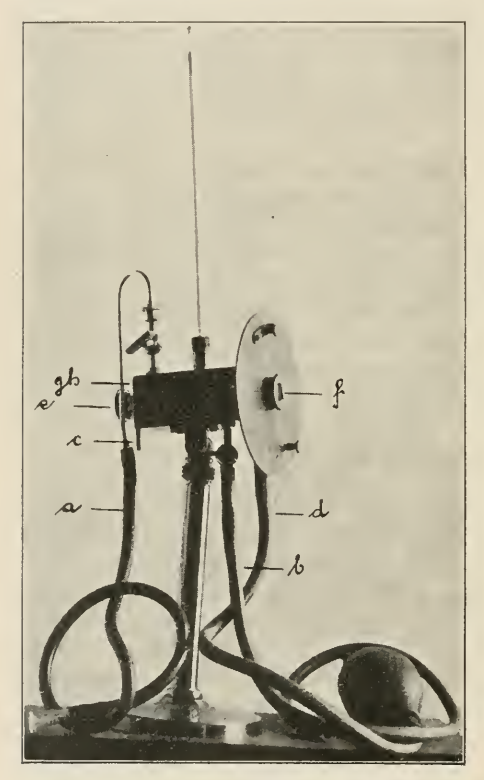


Fig. 7. Crova's Hygrometer (siehe Näheres im Texte).

Um die Intensität der Assimilation zu beurteilen, wurde im ausgedehnten Maße die Sachs'sche Jodprobe gemacht. Dieselbe leidet jedoch, da die Neigung zur Stärkebildung bei verschiedenen Pflanzen ungleich ist, an einem Mangel, nämlich daran, daß ein Vergleich zwischen verschiedenen Arten nicht möglich ist. Auf die Zulässigkeit dieser Methode, die trotz ihrer Unvollkommenheit infolge ihrer leichten Verwendung eine sehr große Zahl von Versuchen gestattet, bin ich im Kapitel über Assimilation näher eingegangen.

Zwecks Bestimmung der Atmungsintensität wurde die eudiometrische Methode angewandt. Die Blätter wurden nach dem Verfahren von G. Bonnier und mehreren seiner Schüler in kleine Eprouvetten eingesetzt und nach dem Verlauf geeigneter Zeit wurde die Zunahme des Kohlensäuregehalts durch Analyse bestimmt; hierfür wurde der von Bonnier und Mangin erfundene und beschriebene Apparat (Aubert I) benutzt. Einige eudiometrische Assimilationsversuche wurden auch ausgeführt, wobei mittels einer kleinen Quecksilberpumpe Kohlensäure in das Gefäß, in welchem sich die zu prüfenden Blätter befanden, eingeführt wurde.

Um den natürlichen Verhältnissen so nahe wie möglich zu kommen, wurden die Transpirationsversuche hauptsächlich mittels in Töpfen eingesetzter Pflanzen angestellt und der Wasserverlust mittels einer Wage von der Konstruktion, die in Pfeffer's Pflanzenphysiologie 1, pag. 222 abgebildet ist, bestimmt. Um Wasserverdunstung vom Boden und durch die Topfwände zu verhüten, wurden die Töpfe in Zinkgefäße eingesetzt. Der Deckel wurde in zwei Hälften geteilt und das Loch, welches mit Baumwolle und Paraffin verstopft werden mußte, wurde so weit gemacht, daß die Blätter auch von solchen Pflanzen, die in Rosetten angeordnet sind, ihre natürliche Lage einnehmen konnten. Zur Bestimmung der Größe der Blattflächen wurden zwei Methoden benutzt, teils wurden die Blätter mittels lithographischer Farbe auf Papier abgedruckt, ausgeschnitten und durch Wägung die Flächengröße bestimmt, teils wurden sie auf blauem Kopierpapier in der Sonne abgedruckt, wo sie sich nach dem Entwickeln im Wasser als weiße Bilder mit scharf hervortretenden Rändern zeigten. Die Flächen wurden, nach dem Trocknen des Papiers, mittels eines Polarplanimeters gemessen.

Die angewandten Methoden, die mit den auf Laboratorien gebräuchlichen übereinstimmen, nötigten mich, eine kleine Hütte auf meiner unbewohnten Insel aufzurichten, zwecks Aufstellung der Instrumente und Einrichtung eines kleinen Laboratoriums. Einfachere Methoden, die mit zureichender Genauigkeit das Arbeiten auf Reisen zulassen, wären natürlicherweise sehr wünschenswert, doch dürfte man zuerst einige Erfahrung über pflanzenphysiologische Studien in der freien Natur gemacht haben.

Kap. IV. Wärme und Hydrometeoren der Stationsinsel; Variation der Temperatur und der Feuchtigkeit der Luft an verschiedenen Standorten.

In der nachstehenden Tabelle sind meine Beobachtungen über Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf der Insel enthalten. Die Observationen können gewiß nicht den Anspruch auf Vollständigkeit machen, sie haben jedoch ihren Wert für die Diskussion meiner physiologischen Versuchsergebnisse. Die besten Serien sind im Juli und August aufgestellt worden, die Juniserien sind in ihrem letzten Teile ziemlich vollständig in den Jahren 1900 und 1901, die Septemberserien in ihrem ersten Teile alle drei Jahre. (Siehe Tabelle auf nächster Seite.)

Temperatur. Es zeigt sich, daß die Insel im Frühling und Vorsommer bedeutend niedrigere Temperatur hat als die Binnenlandstationen Stockholm und Uppsala, besonders ist der Unterschied groß in den Mittags- und Abendstunden. Leider fehlen Beobachtungen von einem Punkte in der Nähe der Stationsinsel ganz und gar. Die mit der Lage der Insel am besten übereinstimmenden Observationspunkte sind einige Leuchttürme, nämlich „Understen“ und „Svenska Högarne“, von welchen die Er-

	Juni						Juli					
	8 Uhr		2 Uhr		9 Uhr		8 Uhr		2 Uhr		9 Uhr	
	t°	f	t°	f	t°	f	t°	f	t°	f	t°	f
Skabbholmen	14°5	76	16°3	69	11°5	89	19°2	71	20°5	64	15°8	85
Uppsala	16°2	66	20°1	48	14°8	70	20°3	60	23°5	46	18°2	65
Stockholm	16°0	69	19°1	54	15°1	69	20°2	61	23°1	48	18°9	65
Differenzen	−1.7	+10	−3.8	+21	−3,3	+19	−1,1	+11	−3.0	+18	−2.4	+20
	−1,5	+ 7	−2.8	+15	−3.6	+20	−1,0	+10	−2.6	+16	−3,1	+20

	August						Sept.	
	8 Uhr		2 Uhr		9 Uhr		2 Uhr	
	t°	f	t°	f	t°	f	t°	f
Skabbholmen	16°4	75	18°1	66	13°9	87	14°3	73
Uppsala	16°6	68	20°5	47	14°8	75	16°2	59
Stockholm	16°7	69	20°0	52	16°1	73	15°5	63
Differenzen	−0.2	+7	−2.4	+19	−0.9	+12	−1,9	+14
	−0.3	+6	−1,9	+14	−2,2	+14	−1.2	+10

gebnisse in Vergleich zu denen von Stockholm und Uppsala gebracht und schematisiert worden sind [1]. Aus der betreffenden Tabelle geht sehr klar hervor, daß auf den Leuchttürmen Frühling und Vorsommer kühler, Herbst und Winter wärmer sind, am größten sind die Unterschiede in den Monaten Mai-Juni und November-Januar. Das Klima auf Skabbholmen zeigt dieselben Eigentümlichkeiten, wenn auch vielleicht minder ausgeprägt.

Mitteltemperatur während der Jahre 1859—1894.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr
Understen	−1,9	−3,3	−2,1	+1,2	+4,5	+10,3	+14,6	+14,8	+11,7	+6,8	+2,7	−0,8	+4,88
Sv. Högarne	−1,1	−2,3	−1,8	+1,6	+5,2	+11,0	+15,3	+15,2	+12,1	+7,5	+3,3	−0,1	+5,49
Uppsala	−4,2	−4,6	−2,6	+2,8	+8,4	+14,0	+16,1	+14,6	+10,5	+4,9	+0,1	−3,6	+4,70
Stockholm	−3,1	−3,4	−1,7	+3,2	+8,4	+14,0	+16,6	+15,3	+11,5	+6,0	+1,4	−2,2	+5,50

Feuchtigkeit der Luft. Dieses für die Transpiration sehr wichtige, meteorologische Element verhält sich hier sehr abweichend von dem der Binnenlandstationen. Die relative Feuchtigkeit ist bedeutend höher, besonders in den Mittags- und Abendstunden, und die Unterschiede übersteigen bisweilen im Mittel 20 %. Das Klima der Insel ist in dieser Hinsicht ausgeprägt maritim, indem auch der größte Feuchtigkeitsdruck am Mittag eintritt; der mittlere Druck war im Juli der drei Observations-

[1] Hamberg III, pag. 68.

jahre am Mittage 2,4 mm größer als am Morgen und Abend, also ein Verhältnis, das sich sonst nur auf ausgeprägt maritimen Stationen zeigt; auf Binnenlandstationen ist infolge der Konvektion der Druck am Mittage bekanntlich etwas niedriger als am Morgen und Abend. Observationsserien von mehreren Jahren über die Feuchtigkeit der Luft an den Feuertürmen oder an anderen mit Skabbholmen vergleichbaren Stationen liegen leider nicht vor.

Trotz der ausgeprägt maritimen Lage kann jedoch an sehr warmen und heiteren Sommertagen die relative Feuchtigkeit sehr niedrige Werte erreichen, als Beispiele werden aus meinem Observationsjournal angeführt:

28. Juni 1900 2 Uhr nachm. 38 % westl. Wind.
6. Juli 1901 2 „ „ 39 % Windstille.
11. „ „ 10,45 „ vorm. 29 % schwach. südl. Wind.
20. „ „ 2 „ nachm. 29 % „ „

Während des besonders trockenen und heißen Sommers 1901 war in Uppsala die niedrigste beobachtete relative Feuchtigkeit 12 %, notiert am 11. Juli 3 Uhr nachm.[1]), mehrmals wurde im Juli eine Feuchtigkeit von weniger als 30 % beobachtet.

Der Niederschlag nimmt in Uppland vom nordwestlichen Teil an gegen die Ostsee hin mehr und mehr ab, so daß das Küstenland, Roslagen genannt, weniger Regen erhält als das Binnenland. Für Skabbholmen zeigt sich bei einem Vergleich zwischen Sterbsnäs, 5 km nördlich von der Stationsinsel und Uppsala als Mittelzahl von siebzehnjähriger Beobachtung für Sterbsnäs 436,6 mm und für Uppsala 533,1 mm.

Während der drei Observationsjahre erhielt jedoch im Juli und August Skabbholmen oft reichlicheren Niederschlag als das Binnenland, was auch aus beigefügter Tabelle hervorgeht.

Das Klima der Insel zeichnet sich also im Vergleich mit dem des Binnenlandes durch kühle Frühlinge und Vorsommer, milde Herbste und Winter, hohe relative Feuchtigkeit im Sommer und weniger Niederschlag im allgemeinen aus.

Niederschlag in Uppsala und auf Skabbholmen
Juli und August 1899—1901.

Monat	1899		1900		1901	
	Skabb-holmen	Uppsala	Skabb-holmen	Uppsala	Skabb-holmen	Uppsala
Juli	56,1	34,3	37,1	72,2	12,5	5,3
August	19,8	38,8	36,5	23.7	19,2	23,6
	75,9	73,1	73,6	95,9	31,7	28,9

[1]) Hildebrandsson (I, 3).

Wie wertvoll auch die Kenntnis des Klimas in pflanzengeographischer Hinsicht ist, so reicht sie doch noch nicht hin zur Erklärung des Wechsels im Pflanzenleben an verschiedenen Standorten, und will man das Abspielen der Lebensvorgänge verfolgen, so muß man gerade dann die meteorologischen Faktoren untersuchen, und die Eigenschaften der Luft, in welcher die Pflanzen ihre Blätter entwickeln, kennen lernen. Inbezug auf die hier gemachten Untersuchungen ist ein Studium der Temperatur und besonders der relativen Feuchtigkeit der Luft von größter Bedeutung. Es liegt nämlich sehr nahe, anzunehmen, daß nicht bloß mit Hinsicht auf den ersten Faktor, sondern auch auf die relative Feuchtigkeit bestimmte Unterschiede existieren zwischen den offenen, von sonnenliebenden, oder sogar xerophilen Pflanzen bewohnter Wiesen und den Baumbeständen, unter welchen nur Schattenpflanzen gedeihen, und wo das Sonnenlicht nur spärlich kleine, bleiche, über die grünen Blätter hin und her spielende Sonnenflecke bildet. Es ist auch eine in ökologischen Arbeiten oft geäußerte Ansicht, daß die Blätter der Schattenpflanzen ihre eigentümliche, anatomische Konstruktion wenigstens teilweise der hohen, relativen Feuchtigkeit ihrer Standorte verdanken. Es schien mir daher sehr wichtig zu sein, die Variation der Luftfeuchtigkeit an den verschiedenen Standorten der Laubwiesen zu untersuchen.

Zu diesem Zwecke wurden verschiedene Standorte gewählt und da mit dem vorher beschriebenen Crova's Hygrometer während der Sommer 1899 und 1900 Temperatur- und Feuchtigkeitsbestimmungen ausgeführt. Für die Observationen waren die Mittagsstunden die geeignetsten, weil man da, wie frühere forstmeteorologische Beobachtungen lehren, die größten Unterschiede erwarten konnte. Ehe ich zur Mitteilung der gewonnenen Daten übergehe, werden hier die Beschreibungen über Lage und Vegetation der untersuchten Lokalitäten vorausgeschickt, die die typischen Standorte der Laubwiesen repräsentieren.

Standort I. Ein offenes Feld mit einer wiesenartigen Vegetation, früh am Morgen schwach beschattet von einer Esche, spät am Nachmittag im Schatten einer Heuscheune liegend, sonst den größten Teil des Tages dem vollen Sonnenlicht ausgesetzt.

Die Vegetation hatte folgende Zusammensetzung:

reichlich bis ziemlich reichlich:

Achillea millefolium.
Agrostis vulgaris.
Anthoxanthum odoratum.
Chrysanthemum leucanthemum.
Convallaria majalis.
Nardus stricta.
Plantago lanceolata.

zerstreut:

*Alchemilla vulgaris * pastoralis.*
Briza media.
Gentiana campestris a suecica.
Geranium silvaticum.
Potentilla erecta.
Spiraea filipendula.
Viola canina.

spärlich:

Anemone nemorosa.
Galium boreale.
„ *verum.*
Geum rivale.
Festuca ovina.
Hypericum quadrangulum.

Orchis sambucina.
Poa pratensis.
Potentilla verna.
Primula officinalis.
Prunella vulgaris.
Ranunculus acer.
Rhinanthus minor.
Rumex acetosa.
Sieglingia decumbens.
Trifolium repens.
Veronica chamaedrys.

einzeln:

Anthriscus silvestris.
Botrychium lunaria.
Carex pallescens.
Geranium sanguineum.
Lathyrus silvestris.
Luzula campestris.
Phleum pratense.
Spiraea ulmaria.
Trifolium pratense.
Veronica officinalis.

Die Bodenbedeckung besteht teils aus verwesenden Blättern und Stengeln, teils aus einer Moosvegetation von *Hylocomium squarrosum* Br. et Sch. mit eingesprengtem *Climacium dendroides* WM. und *Hylocomium splendens* Br. et Sch. Hier und da kommen die stark niedergedrückten Blattrosetten von *Antennaria dioica*, *Hieracium pilosella* und *Hypochaeris maculata* vor.

Standort II. Ein großer Bestand von 4—5 m hohen, dichtstehenden Haselsträuchern, über welche sich einige Bäume wie *Fraxinus excelsior*, *Picea excelsa* und *Sorbus aucuparia* erhöhen. Im Sommer, wenn die Bäume und Haselsträucher völlig belaubt sind, ist der Schatten sehr stark und der relative Lichtgenuß am Mittag sehr schwankend, er betrug $^1/_{27}$—$^1/_{35}$ zwischen den Sträuchern und $^1/_{50}$—$^1/_{60}$ unmittelbar unter den Haseln[1]). Unter dem Laubdach wuchsen ziemlich reichlich mehrere schattenliebende Sträucher wie *Ribes alpinum*, *Lonicera xylosteum*, *Berberis vulgaris*, *Prunus padus*, *Daphne mezereum* und sehr spärlich junge Stämmchen von *Picea excelsa*.

Die Kraut- und Grasvegetation bestand aus folgenden Arten:

reichlich bis ziemlich reichlich:

Adoxa moschatellina (mehr beschränkt).
Allium ursinum (in einem Teil sehr reichl.).
Anemone hepatica.
„ *nemorosa.*
Convallaria majalis.
Geranium silvaticum.
Majanthemum bifolium.
Rubus saxatilis.

zerstreut:

Trientalis europaea.
Milium effusum.
Myrtillus nigra.
Veronica chamaedrys.

spärlich:

Actaea spicata.
Dentaria bulbifera.
Geum rivale.
Paris quadrifolia.
Poa nemoralis.
Polystichum filix mas.
Primula officinalis.
Spiraea ulmaria.

einzeln:

Anthriscus silvestris.
Campanula persicaefolia.
Dactylis glomerata.
Fragaria vesca.
Gagea lutea.
Geranium sanguineum.
Laserpitium latifolium.
Lathyrus pratensis.
Luzula pilosa.
Melampyrum nemorosum.
„ *silvaticum.*
Melica nutans.
Mercurialis perennis.
Oxalis acetosella.
Polygonatum multiflorum.
„ *officinale.*
Ranunculus auricomus.
Rubus idaeus.
Scrophularia nodosa.
Solidago virgaurea.
Urtica dioica.
Viola riviniana.

---

[1]) Über die Bedeutung dieser Ausdrücke siehe Kap. VI Lichtbedürfnis etc.

Der Boden ist von verwesenden Blättern, dürren Zweigen, Nußschalen und dergleichen bedeckt, lose liegend auf dem grauschwarzem Mull. Ganz vereinzelt findet man einen Moosteppich von *Hylocomium triquetrum* Br. et Sch., auf Steinen von *Mnium cuspidatum* H. Die Luftfeuchtigkeitsbestimmungen wurden an drei verschiedenen Punkten gemacht. (siehe Näheres Tafel VI.)

Standort III. Ein Bestand aus 3 m hohen Wacholdersträuchern, die ziemlich dünn stehen; der Schatten ist schwach, bei Mittagszeit beträgt der relative Lichtgenuß $^1/_5 - ^1/_7$ vom gesamten Tageslicht. Zwischen den Sträuchern wächst eine ziemlich reiche Krautflora von folgenden Arten.

reichlich—ziemlich reichlich:

Convallaria majalis.
Geranium sanguineum.
Poa nemoralis.

spärlich:

Dactylis glomerata.
Galium boreale.
Milium effusum.
Polygonatum officinale.
Rubus saxatilis.

einzeln:

Agrostis vulgaris.
Anthoxanthum odoratum.
Fragaria vesca.
Hypericum quadrangulum.
Rubus saxatilis.

Der Boden ist von einem üppigen, dichten Moosteppich aus *Hylocomium squarrosum* Br. et Sch., *Hyl. triquetrum* Br. et Sch., *Hyl. splendens* Br. et Sch., *Hypnum parietinum* L. und *Bryum roseum* Schreb. bedeckt.

Standort IV. Eine Wiesenformation auf torfartigem, ziemlich feuchtem Boden. Bloß ganz vereinzelt stehen junge Stämmchen von *Alnus glutinosa*, die sehr armlaubig sind und keinen Schatten geben. Den größten Teil des Tages ist der Standort dem vollen Tageslicht ausgesetzt. Die Vegetation bestand hauptsächlich aus feuchtigkeitsliebenden Gräsern.

reichlich—ziemlich reichlich:

Briza media.
Carex panicea.
Galium boreale.
Molinia coerulea.
Nardus stricta.
Potentilla erecta.
Sesleria coerulea.
Sieglingia decumbens.
Viola canina.

zerstreut:

Agrostis canina.
*Alchemilla vulgaris * filicaulis.*
Galium palustre.
Linum catharticum.
Prunella vulgaris.

spärlich:

Angelica silvestris.
Carex dioica.
„ *pulicaris.*
Cirsium heterophyllum.
Festuca rubra.
Geranium silvaticum.
Geum rivale.
Ranunculus acer.
Rhinanthus minor.
Trifolium pratense.

einzeln:

Antennaria dioica.
Carex capillaris.
„ *Goodenoughii.*
„ *pallescens.*
Luzula multiflora.
Myrtillus uliginosa.
Poa pratensis.
Rumex acetosa.
Spiraea ulmaria.
Vaccinium vitis idaea.

Der Boden wird von einem Moosteppich, aus folgenden Arten bestehend, bedeckt, nämlich *Aulacomnium palustre* Schw., *Hylocomium splendens* Br. et Sch. und *squarrosum* Br. et Sch., *Hypnum parietinum* L.

Standort V. Ein Eschenhain. Der Niederwald besteht aus Eschen und spärlichen Ebereschen, hier und da *Alnus glutinosa*. Unter den Bäumen kommen allerlei mittelhohe Sträucher und junge Bäume vor, nämlich:

Fraxinus excelsior, zerstreut.	*Berberis vulgaris* einzeln.
Lonicera xylosteum spärlich.	*Juniperus communis* „
Prunus padus „	*Rhamnus cathartica* „
Ribes alpinum „	*Rosa canina v. lutetiana* einzeln.
Viburnum opulus „	„ *coriifolia v. vacillans* „

Der Schatten ist nicht besonders stark, am Mittag beträgt der relative Lichtgenuß $^{1}/_{10}$ vom gesamten Tageslicht.. Die Bodenvegetation bestand aus folgenden Arten:

reichlich—ziemlich reichlich:

Allium ursinum.	*Melica nutans.*
Anemone hepatica.	*Mercurialis perennis.*
„ *nemorosa.*	*Poa nemoralis.*
Convallaria majalis.	

zerstreut:

Melampyrum nemorosum.	*Stachys silvatica.*

spärlich:

Corydalis laxa.	*Polygonatum multiflorum.*
Gagea lutea.	*Primula officinalis.*
Geranium silvaticum.	*Spiraea ulmaria.*
Heracleum sibiricum.	*Triticum caninum.*
Melandrium rubrum.	*Viola riviniana.*
Paris quadrifolia.	

einzeln:

Achillea millefolium.	*Geranium sanguineum.*
Actaea spicata.	*Glechoma hederacea.*
Anthriscus silvestris.	*Milium effusum.*
Arenaria trinervia.	*Origanum vulgare.*
Dactylis glomerata.	*Polystichum spinulosum.*
Fragaria vesca.	*Prunella vulgaris.*
Fraxinus excelsior.	*Ranunculus acer.*
Galium boreale.	*Veronica chamaedrys.*
Geum urbanum.	

Der Boden wird von verfaulenden Blättern, Zweigen und dergleichen bedeckt, bloß hier und da kommen einige Moose vor, wie *Hylocomium triquetrum* Br. et Sch. und *Mnium cuspidatum* H.

In den nachstehenden Tabellen sind die meisten Beobachtungen aufgezeichnet, wir finden da 79 Temperatur- und Feuchtigkeitsbestimmungen im Sommer 1899, 277 Temperatur- und 222 Feuchtigkeitsbestimmungen 1900. In den Tabellen sind außerdem Beobachtungszeit und unter der Rubrik Witterung gleichzeitige Temperatur- und Feuchtigkeitsbestimmungen, mit den Psykrometerthermometer gemacht, nebst allgemeine Bemerkungen über Wind, Bewölkung etc. angegeben.

Tabellen über Temperatur- und Feuchtigkeit der Luft an verschiedenen Standorten während der Sommer 1899 und 1900.

Sommer 1899.

Beob.	Zeit	St. I.		St. II.		St. III.		St. IV.		St. V.				Witterung.
Tag	Uhr	t°	f.	t°	f.	t°	f.	t°	f.	t°	f.	t°	f.	
6. Juli	1,15	16°5	94%	—	—	—	—	—	—	—	—	15°2	85%	Gewitter.
7. „	1.10—1.20	21°5	92%	17°5	84%	—	—	—	—	19°0	91%	18°5	73%	Heiter. Schwach NO.
11. „	12,15—12.45	27°5	78%	25°0	81%	—	—	—	—	25°0	84%	27°1	51%	Sonnenschein. Schwach W.
14. „	1,30—1.50	26°0	84%	23°5	95%	—	—	—	—	—	—	24°4	65%	„ Frisch SO.
23. „	12,35—1.20	17°7	85%	17°0	82%	—	—	—	—	16°5	93%	16°8	72%	Bewölkt. Schwach N.
24. „	12,10—12.45	22°0	81%	21°5	76%	—	—	—	—	19°5	96%	20°4	64%	Sonnenschein. Frisch SO.
28. „	12,30—2	18°5	77%	16°5	69%	19°5	82%	19°0	69%	15°5	91%	18°3	57%	„ „ W.
29. „	12,30—2	19°5	74%	19°5	70%	22°5	70%	21°5	78%	18°5	81%	18°4	70%	Bewölkt. „ S.
31. „	12.30—2.10	17°0	84%	15°5	85%	18°0	84%	18°0	90%	16°5	92%	16°4	56%	„ N.
1. Aug.	12.30—2	20°5	69%	20°0	68%	24°0	77%	24°0	69%	19°0	81%	20°2	62%	„ Ruhig.
2. „	12.30—2	21°0	54%	19°0	65%	21°0	63%	21°5	52%	19°0	57%	19°9	54%	Fast heiter. Frisch. NW.
3. „	12.35—2	15°5	74%	15°0	68%	17°5	58%	18°5	71%	15°5	71%	15°0	53%	Fast bewölkt. NW.
4. „	12.40—2.10	17°0	74%	16°0	66%	18°0	65%	17°5	81%	15°5	66%	17°0	57%	Sonnenschein. Schw. NO.
7. „	1—2	14°0	69%	11°5	73%	14°0	74%	14°0	65%	—	—	12°2	64%	Fast heiter. Frisch NNO.
8. „	1,30—2.30	14°5	74%	13°5	81%	15°2	71%	14°5	80%	14°0	81%	13°6	74%	Bewölkt. Ruhig.
9. „	1,45—2.25	—	—	—	—	—	—	—	—	16°0	71%	16°8	56%	Heiter. Schwach N.
16. „	1.25—3	20°2	68%	20°1	62%	22°2	60%	19°0	82%	19°1	75%	19°2	74%	Fast heiter. Frisch SW.
22. „	1—2.50	17°2	64%	16°0	68%	18°7	63%	17°3	60%	17°2	66%	16°5	70%	Bewölkt. Schwach N.
26. „	10,43—11.40	11°5	65%	10°8	62%	—	—	12°2	64%	12°2	61%	10°6	68%	Heiter. Frisch N.
28. „	11,10—12.50	11°0	80%	10°0	86%	11°0	77%	11°0	79%	10°5	79%	9°1	87%	Bewölkt. „ „

Sommer 1900.

Beob.	Zeit	St. I.		St. II.		St. III.		St. IV.		St. V.				Witterung.
Tag	Uhr	t°	f.	t°	f.	t°	f.	t°	f.	t°	f.	t°	f.	
19. Juni	12.10—1.30	16°0	58%	15°0	56%	14°5	57%	15°5	53%	15°2	54%	14°9	49%	Schwach bew. Windig N.
20. „	1.5—2.5	13°0	67%	11°6	72%	13°7	61%	12°6	65%	14°5	64%	12°0	65%	„ „ Frisch N.
22. „	2.30—4.15	17°0	56%	17°0	58%	17°0	56%	16°5	58%	15°8	63%	16°2	58%	Sonnenschein. Schw. SW.
25. „	2—3.15	17°0	70%	16°5	57%	17°2	57%	16°6	56%	16°1	60%	15°8	59%	„ Frisch N.
26. „	1.15—2.35	20°5	69%	19°8	51%	20°6	57%	17°0	68%	16°6	65%	19°9	57%	„ Schwach O.
27. „	2—3.15	19°0	64%	18°0	70%	18°0	64%	16°9	65%	18°2	64%	18°0	65%	„ Ruhig.
28. „	2.25—3.20	25°8	45%	24°2	50%	25°2	49%	23°2	51%	24°0	51%	24°2	45%	„ „
2. Juli	2—2.50	19°0	69%	18°8	73%	19°5	67%	17°8	76%	18°0	72%	17°3	75%	„ Schwach S.
4. „	1.30—2.30	16°0	86%	16°8	82%	14°8	85%	14°0	84%	14°0	84%	14°7	81%	Bewölkt. Frisch N.
5. „	1—2.30	14°0	81%	13°0	71%	16°5	64%	13°3	72%	12°5	81%	14°0	63%	Sonnenschein. Schwach O.
6. „	1.15—2.30	17°8	70%	16°0	79%	17°0	75%	15°0	83%	14°5	81%	15°4	71%	Bewölkt. Frisch S.
10. „	1.15—2.20	13°0	88%	12°5	76%	14°9	82%	13°0	87%	11°3	95%	13°2	74%	Schwach bew. Schwach O.
11. „	1.30—3	21°6	58%	19°2	54%	20°8	63%	19°7	57%	20°0	54%	20°6	39%	Sonnenschein. Frisch W.
12. „	2.20—3.10	24°8	64%	22°5	70%	25°5	61%	25°0	57%	24°8	62%	25°0	58%	„ „ SW.
13. „	1.50–2.10 3.20–4	19°8	87%	17°5	77%	17°7	79%	16°5	79%	16°8	85%	19°2	72%	„ Schwach N.
16. „	2.20—3	19°8	65%	17°0	74%	19°1	75%	18°0	75%	17°0	82%	19°0	66%	„ Ruhig.
18. „	2.25—3.10	17°5	78%	16°0	76%	17°8	77%	16°5	74%	17°0	78%	16°3	75%	Schwach bew. Zieml. fr. N.
19. „	2 2.45—4	24°2	69%	23°5	82%	27°0	60%	25°0	60%	25°8	65%	22°9	65%	Sonnenschein. Ruhig.
20. „	1.20—2.20	20°0	66%	18°5	69%	20°0	67%	20°5	65%	19°2	74%	18°3	67%	„ „
21. „	2.10—3.15	17°5	63%	16°5	53%	18°5	49%	17°0	53%	17°2	73%	17°0	50%	Heiter. Schwach NW.
25. „	1.25—2.35	16°0	79%	15°8	82%	18°0	76%	19°0	67%	17°0	80%	15°4	76%	Fast heiter. Schwach N.
26. „	1—2.15	18°0	79%	17°2	84%	17°2	88%	16°8	87%	15°8	90%	16°8	85%	Bewölkt. Schwach O.
27. „	2.20—4	17°2	62%	15°7	65%	16°2	63%	15°5	66%	15°5	66%	16°0	61%	Heiter. Frisch N.
28. „	1.50—2.12	16°7	—	14°8	—	16°9	—	15°5	—	15°6	—	15°7	—	„ „ „
1. Aug.	1.30—2.45	16°5	78%	17°5	75%	18°8	72%	16°2	83%	15°8	81%	17°2	73%	„ Schwach O.
2. „	1.30—2.35	17°5	84%	17°5	84%	19°5	77%	18°8	83%	17°0	85%	16°7	85%	Bewölkt. Frisch SW.
3. „	1.30—3	20°5	77%	19°4	77%	20°5	78%	18°7	76%	17°9	88%	18°6	74%	Heiter. „ „
4. „	2—3.10	21°0	74%	19°2	80%	20°1	78%	18°2	76%	18°5	81%	19°0	70%	„ „ S.
6. „	1.30—2.45	20°2	63%	18°0	73%	18°1	73%	18°2	70%	18°0	71%	18°6	63%	„ „ SW.

Sommer 1900.

Beob. Tag	Zeit Uhr.	St. I. t°	St. I. f.	St. II. t°	St. II. f.	St. III. t°	St. III. f.	St. IV. t°	St. IV. f.	St. V. t°	St. V. f.	t°	f.	Witterung.
8. Aug.	2.10—3	21°1	—	20°2	—	21°2	—	19°5	—	19°0	—	20°0	—	Sonnenschein. Frisch S.
9. „	1.30—3	16°0	81%	17°1	83%	16°6	83%	17°2	78%	17°2	79%	15°8	81%	Bewölkt. Frisch SO.
10. „	1.30—3,35	18°2	58%	17°1	70%	18°0	66%	16°7	73%	16°1	69%	18°4	50%	Fast heiter. „ SW.
11. „	1.30—3	17°0	74%	14°5	74%	16°5	73%	14°5	73%	14°8	74%	15°6	73%	Heiter. Schwach N.
13. „	1.30—2.30	16°2	85%	16°0	82%	16°5	85%	16°5	—	16°1	—	15°6	73%	Bewölkt. Ruhig.
14. „	1.45—3	18°4	76%	16°2	79%	18°0	75%	16°1	81%	17°0	77%	16°7	79%	Sonnenschein. Ruhig.
15. „	1.45—3.15	21°6	59%	21°1	60%	21°5	60%	20°2	59%	19°1	57%	21°2	55%	„ „
17. „	1.45—3	24°1	47%	23°4	—	24°4	—	21°3	—	23°6	51%	23°0	46%	„ Frisch SW.
18. „	1.12—1.30	23°1	—	21°4	—	23°2	—	19°9	—	21°2	—	20°5	—	„ „ „
20. „	1—1.25	18°6	68%	17°4	68%	—	—	—	—	—	—	17°0	80%	Bewölkt. Schwach O.
21. „	1.5—2	21°0	73%	21°0	73%	21°1	82%	19°0	82%	18°3	83%	20°7	79%	Sonnenschein. Schwach SO.
24. „	1.40—3.10	20°8	79%	20°0	80%	21°8	78%	20°0	81%	19°7	82%	19°3	85%	Fast heiter. Schwach S.
25. „	1.20	14°8	—	15°0	—	15°0	—	14°7	—	15°0	—	15°4	—	Bewölkt. Frisch N.
27. „	1.30—3	15°2	65%	13°6	65%	15°1	65%	12°6	68%	13°4	66%	14°4	56%	Heiter. Schwach NW.
28. „	1.30—3	14°1	67%	13°0	61%	14°0	61%	12°6	68%	13°4	66%	13°3	56%	Fast heiter. Frisch N.
31. „	1.15—2,50	18°2	70%	17°0	67%	17°1	72%	15°5	73%	16°2	76%	17°8	60%	Heiter. Schwach O.
7. Sept.	1.50—2.25	7°9	—	7°8	—	8°3	—	8°7	—	7°8	—	7°3	—	Fast heiter. Frisch N.
8. „	2—3.50	8°9	73%	9°0	66%	9°5	68%	8°9	68%	9°0	71%	8°6	55%	Heiter. Frisch NNW.
9. „	1.23—1.42	12°2	—	12°2	—	12°9	—	11°0	—	12°1	—	11°7	—	„ Schw. S.
11. „	12,46—2	14°0	75%	12°5	75%	13°4	72%	12°5	78%	13°5	73%	12°2	73%	Sonnenschein. Frisch NNW.
12. „	1.10—2.30	14°5	71%	14°7	64%	14°9	67%	15°0	65%	15°0	67%	13°6	61%	Bewölkt. Schwach WNW.
13. „	2—2,27	13°0	—	12°5	—	12°7	—	13°0	—	12°9	—	12°5	—	„ Frisch N.
15. „	2—2.30	14°8	—	14°0	—	15°0	—	14°0	—	14°6	—	14°8	—	Heiter. Frisch NW.
16. „	2,14—2.32	11°6	—	11°5	—	12°0	—	10°9	—	11°2	—	11°0	—	„ „ N.
17. „	2.10—2.35	14°6	—	14°1	—	14°2	—	13°2	—	13°1	—	12°7	—	Nebel. Frisch S.
18. „	12.45—1,3	12°0	—	11°7	—	12°0	—	11°8	—	11°7	—	11°2	—	Bewölkt. Ruhig.
19. „	2.15—2.40	13°0	—	13°0	—	12°8	—	12°0	—	10°6	—	11°3	—	„ Schw. S.

Zusammenstellung der Beobachtungsergebnisse in Mittelzahlen.

Sommer 1899.

St. I.		St. II.		St. III.		St. IV.		St. V.		Psykr.*)		Zahl von Obser.
t	f	t	f	t	f	t	f	t	f	t	f	
18,5	74,7	17,1	74,5	—	—	—	—	—	—	17,4	65,0	18
17.1	71.8	—	—	18.4	70,3	—	—	—	—	—	—	12
16.8	71,2	—	—	—	—	17,5	72,4	—	—	—	—	13
18,3	74,6	—	—	—	—	—	—	17,0	79	—	—	16

Sommer 1900.

St. I.		St. II.		St. III.		St. IV.		St. V.		Psykr.*)		Zahl von Obser.
t	f	t	f	t	f	t	f	t	f	t	f	
17,32	—	16.44	—	—	—	—	—	—	—	16,72	—	56
17,36	—	16,43	—	17,06	—	16,07	—	16.19	—	16,70	—	55
18.11	70,2	17.13	—	—	—	—	—	—	—	17.70	64.6	44
17.97	70,8	16,98	70,6	18,18	—	16,74	—	16.87	--	—	—	43
17.96	70.8	16.98	70.7	18.10	69.4	16.62	—	16,70	—	—	—	42
18.01	69,9	17,15	—	18,04	—	16,74	—	16,88	72,4	—	—	42
18.00	70,5	17,00	70,4	18,08	69,0	16,65	70,6	16,68	72,9	17,07	64,5	41

Da alle Observationen mit demselben Instrument gemacht worden sind, so sind die Beobachtungen an verschiedenen Standorten nicht gleichzeitig, sondern unmittelbar nacheinander ausgeführt worden, was wohl auf die Mittelzahlen keinen beträchtlichen Einfluß ausgeübt haben kann. Die meisten Beobachtungen sind an schönen, heiteren Tagen und sehr wenige an regnerischen, trüben gemacht worden; da die Unterschiede wohl bei schönem Wetter am größten sind, stellen die mitgeteilten Daten nicht wirkliche Mittelzahlen dar, führen aber zu einer Vorstellung von den relativen Maximaldifferenzen.

Temperatur. Es hat sich gezeigt, daß das offene Feld und der Wacholderbestand am Mittag am wärmsten sind und an Mittelzahl 1° bis 1,4° höhere Temperatur zeigen als die andern Standorte. Die Ursachen hiervon sind teils die sonnenoffene Lage, teils die Trockenheit des Bodens, indem die *Sesleria*-wiese trotz ihrer Lage infolge des feuchten und torfartigen Bodens besonders im Frühling ziemlich kühl ist. Auf der sonnenoffenen Wiese war die Temperatur in einer Höhe von 0,3 m über dem Boden mit wenigen Ausnahmen höher als die von 1,8 m, in welcher Höhe die gewöhnlichen Psykrometerthermometer standen. Die Unterschiede waren gewöhnlich am größten an sonnigen, ruhigen Tagen, am kleinsten an trüben, im Sommer 1900 war der Unterschied bei 56 Observationen im Mittel nur 0,6°. Die übrigen Standorte weisen im Mittel sehr kleine Differenzen untereinander auf.

*) Mittel von gleichzeitigen Psykrometerbeobachtungen.

Luftfeuchtigkeit. Die Feuchtigkeitsbeobachtungen zeigen an den verschiedenen Tagen eine ziemlich große Variation, was wohl teilweise seinen Grund in der Ungleichzeitigkeit der Observationen hat. Die Mittelzahlen dagegen kommen einander sehr nahe. Der Wacholderbestand ist am trockensten, zwischen den dichtstehenden *Mercurialis*-Stengeln im Eschenhain ist die feuchteste Luft beobachtet worden; im Sommer 1900, wo die längsten Beobachtungsserien gemacht worden sind, betrug die größte Differenz nur 3,9 %. Die absolute Feuchtigkeit hatte nach den 41 gleichzeitigen Observationen im Sommer 1900 folgende Werte:

I.	II.	III.	IV.	V.
10,743	9,737	10,535	10,023	10,330.

Diese Daten zeigen, daß der Feuchtigkeitsdruck nahezu parallel mit der Temperatur wechselt. Der große Unterschied zwischen den Standorten I und II, die ganz nahe aneinander liegen, ist folgenderweise zu erklären. Der erste ist bekleidet mit einer reichen, sehr lebhaft transpirierenden Vegetation, der zweite mit einer ziemlich spärlichen und schwach transpirierenden. Man könnte vermuten, daß der Wind derartige Unterschiede verwischen sollte; daß dies aber in Wirklichkeit nicht so ist, dürfte seinen Grund darin haben, daß derselbe nahe am Boden ziemlich schwach ist. Einen ähnlichen Fall von großem Unterschied im Feuchtigkeitsdruck über ungleich schnell wasserverdunstenden und aneinander liegenden Bodenflächen hat E. Hoppe (I) beschrieben. Dieser Verfasser bestimmte mittels des Assmann'schen Aspirationspsykrometers die Temperatur und Feuchtigkeit der Luft in einer Höhe von 0,3 m über den Probeflächen, welche aus sandigem Lehm bestanden und mit Moos, Streu sowie verschiedenen anderen toten Materialien ebenso mit Rasen bedeckt waren. Er fand die absolute Feuchtigkeit über den toten Bodenbedeckungen nahezu gleich, aber 1 mm (8 %) größer über dem Rasen. Auch waren die Unterschiede am Mittag größer als vor- und nachher. Die Beobachtungen wurden in der Versuchsstation zu Mariabrunn im Juli und August gemacht. Nach Wollny (I) verdunstet der mit vegetierenden Pflanzen bedeckte Boden bedeutend größere Mengen von Wasser als der nackte; Hoppe's Beobachtungen sind ja hieraus erklärlich.

Hieraus ist ersichtlich, daß die Winde beim Verteilen der Temperatur und Feuchtigkeit in den niedrigsten Luftschichten bloß eine untergeordnete Rolle spielen. Von Interesse ist es daher, eine ungefähre Vorstellung zu gewinnen, wie weit die Winde, welche über die großen Wasserflächen ungehindert wehen, in die ungleichen Pflanzenformationen der untersuchten Insel eindringen können. Einige Beobachtungen, die im Sommer 1900 hierüber gemacht worden sind, verdienen hier erwähnt zu werden.

Die Bestimmungen wurden mit einem ziemlich großen Schalenkreuzanemometer ausgeführt und die Observationen in folgender Weise gemacht. Nachdem auf einem geeigneten, für die herrschende Windrichtung offenen Punkte die Geschwindig-

keit des Windes an der See bestimmt worden war, wurden auf den fünf verschiedenen Standorten nacheinander fünf Minuten lang Bestimmungen ausgeführt, von welchen die Mittelzahlen nachher berechnet worden sind. In der Tabelle sind die Ergebnisse für sechs Beobachtungstage mitgeteilt worden. Aus den angeführten Werten geht deutlich hervor, daß schon an den offenen Stellen in der Laubwiese der Wind bedeutend abgeschwächt worden war, und daß in die geschlossenen Baumbestände sogar ganz starke Winde kaum eindringen können, und dies noch dazu, trotzdem die Insel von weiten Wasserflächen umgeben ist und keine besonders geschützte Lage hat. Die Observationen sind in einer etwas größeren Höhe vom Boden gemacht worden, als die Feuchtigkeitsmessungen.

Beobachtungen über die Stärke des Windes an den verschiedenen fünf Standorten.

Windrichtung	Offener Platz	St. I	St. II	St. III	St. IV	St. V
NW.	8 m	2 m	1 m	Nahezu still	Nahezu still	Still
WNW.	4 m	Windstille	Still	Still	Still	Still
N.	8 m	1 m	Nahezu still	Still	Still	Still
NW.	10 m	3 m	Nahezu still	Still	1 m	Still
N.	7 m	1 m	1 m	Still	Nahezu still	Still
S.	7 m	1 m	Still	Still	1 m	Still

Die große Übereinstimmung der relativen Luftfeuchtigkeit in diesen verschiedenen Pflanzenformationen ist ein ziemlich unerwartetes Ergebnis, dürfte aber, wie aus den unten angeführten Gründen hervorgeht, durchaus kein Zufall sein. Im Sommer 1899 wurden an noch drei anderen Standorten Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsbestimmungen vorgenommen, nämlich in einem Bestand aus Erlen und vielen anderen Laubbäumen, auf einer Wiese mit einer sehr reichen Kräuterflora und auf einem offenen Platze in einem Eschenhain. Die Beobachtungen ergaben dasselbe Ergebnis wie vorher, die Mittelwerte kommen einander sehr nahe und weichen von den vorher gefundenen nur unbedeutend ab. Eine andere gute Stütze für die obige Annahme ist weiter der Umstand, daß die Differenzen zwischen den Lokalitäten in den beiden Jahren 1899 und 1900 nur wenig voneinander abweichen.

Die Feuchtigkeit der Luft in der Pflanzendecke wird augenscheinlich vornehmlich durch zwei Faktoren bestimmt, nämlich durch die Temperatur und die Beschaffenheit des wasserausdünstenden Bodens, und da sowohl die Wärme als auch die

Größe der Wasserverdunstung in einer Laubwiese von oben beschriebener Art ziemlich parallel mit der Beleuchtung wechselt, so sind die gefundenen Ergebnisse ganz erklärlich. Da die ausgewählten Observationspunkte mit Hinsicht auf Lage, Zusammensetzung der Vegetation etc. nichts besonders abweichendes von den gewöhnlichen Verhältnissen darbieten, so will ich auf Grund meiner jetzigen Erfahrung behaupten, daß in den Laubwiesen der Scheeren trotz des starken Wechsels der Vegetation die relative Luftfeuchtigkeit in den verschiedenen Beständen und auf den sonnenoffenen Wiesen durchschnittlich bloß um kleine Werte differiert.

Es fragt sich nun, inwieweit die oben gefundene große Übereinstimmung der relativen Luftfeuchtigkeitswerte durch das maritime Klima der Insel, und zwar in erster Linie durch die hohe Luftfeuchtigkeit und die Winde verursacht worden ist. Ebenso wäre es interessant zu wissen, ob man auch im Binnenlande ähnliche Verhältnisse wiederfinden kann. Zwecks Beantwortung dieser ersten Frage habe ich die Mittelwerte der Beobachtungen an trockenen Tagen berechnet. Als trockene Tage wurden solche angesehen, wo um 2 Uhr nachm. die relative Feuchtigkeit einen Wert von weniger als 60 % betrug[1]); es fanden sich in den Sommern 1899 und 1900 achtzehn solche Beobachtungstage. Aus meinen Unternehmungen ergab sich folgendes Resultat:

Die Luft	I	II	III	IV	V
54	65	62	62	65	65.

Es stellte sich also heraus, daß auch an solchen Tagen die ungleichen Pflanzenformationen sehr wenig voneinander abweichen; die erwähnte große Übereinstimmung ist also nicht an eine für unser Klima ungewöhnlich hohe relative Luftfeuchtigkeit gebunden. Was weiter den Wind betrifft, so sind die Scheeren in dieser Hinsicht nicht günstiger gestellt als das Binnenland, da der Wind die Verschiedenheiten in Temperatur und Feuchtigkeit der Luft zu verwischen strebt. Es dürfte daher als sehr wahrscheinlich angesehen werden, daß in Laubwiesen, wo Matten von dichter Gras- und Krautvegetation mit größeren und kleineren Baum- und Strauchbeständen abwechseln, die relative Feuchtigkeit der Luft an den verschiedenen Standorten im Durchschnitt nur um kleine Werte im Mittel differiert. In den Haintälchen haben wir wahrscheinlich, nach den Beobachtungen im Eschenhain zu urteilen, eine höhere Luftfeuchtigkeit als an offenen Wiesen.

Man findet es ganz natürlich, daß im Rasen, zwischen den ausdünstenden Blättern der Gräser und Kräuter eine höhere relative und absolute Luftfeuchtigkeit vorhanden ist als in einer Höhe von 1—2 m über dem Boden. Die Tabelle enthält unter der Rubrik Witterung Ablesungen von Psykrometerthermometern,

[1]) Nach Hamberg (IV, pag. 326) ist in Uppsala die relative Feuchtigkeit um 2 Uhr mittags im Juli 59 %.

welche gleichzeitig mit den Beobachtungen im Rasen auf der sonnenoffenen Wiese auf Station I vorgenommen worden sind, und läßt also einen Vergleich zwischen der Feuchtigkeit am Boden und derjenigen in einer Höhe von 1,8 m zu. Wir dürfen indessen die gefundenen Werte nicht ohne weiteres miteinander vergleichen, sondern müssen erst eine Diskussion vorausschicken. Durch die Untersuchungen von Aron Svensson (I) und Ekholm (I) ist nachgewiesen worden, daß an der blanken Metallfläche des Hygrometers Crova's der Taupunkt oft zu hoch ausfällt, und daß diese Erhöhung ziemlich regellos erscheint. Um nun zu bestimmen, wie groß die Abweichung der Bestimmungen mit dem Hygrometer Crova's von den gewöhnlichen Psykrometerbeobachtungen ist, wurde im August und September eine Observationsserie aufgestellt. Die Bestimmungen waren in folgender Weise ausgeführt worden: Auf einem Tische unmittelbar unter den Psykrometerthermometern war das Hygrometer aufgestellt worden, zuerst waren jedesmal die Psykrometerthermometer abgelesen worden, dann eine Bestimmung mittels Crova's Hygrometer möglichst schnell ausgeführt, und dann abermals die Thermometer abgelesen worden. Zeigten nun die beiden Bestimmungen mittels des Psykrometers einen Unterschied, was dann und wann geschah, so wurde das Mittel mit der Hygrometerbeobachtung verglichen. Die Tabelle zeigt, daß die Bestimmungen mittels der beiden Instrumente bisweilen ein wenig voneinander abweichen, daß aber in einer längeren Serie die Mittelwerte einander sehr nahe kommen. Eine Gleichstellung beider Bestimmungsarten halte ich daher für zulässig.

Vergleichstabelle zwischen Psykrometer- und Hygrometerbestimmungen.

Beob. Zeit	Psykrom.	Hygrom.	Diff.	Witterung
19. Aug. 5,30 p. m.	58 %	58 %	± 0	Schwacher Sonnenschein. Ruhiges Wetter.
20. „ 12,0 m.	45 %	45 %	± 0	Ziemlich bewölkt. Schwacher Wind.
23. „ 12,15 p. m.	66 %	66 %	± 0	Bewölkt. Windig.
23. „ 12,45 p. m.	64 %	64 %	± 0	„ „
24. „ 2,0 p. m.	50 %	51 %	+ 1	Sonnenschein. Frischer Wind.
25. „ 2,0 p. m.	68 %	71 %	+ 3	„ „ „
7. Sept. 10,50 a. m.	46 %	48 %	+ 2	„ Ruhiges Wetter.
7. „ 3,35 p. m.	52 %	52 %	± 0	„ Schwacher Wind.
8. „ 11,45 a. m.	50 %	50 %	± 0	„ „ „
8. „ 1,20 p. m.	52 %	52 %	± 0	„ „ „
9. „ 11,0 a. m.	55 %	54 %	− 1	„ „ „
9. „ 11,30 a. m.	57 %	57 %	± 0	„ „ „
14. „ 2,30 p. m.	72 %	71 %	− 1	Bewölkt. Schwacher Wind.
14. „ 2,45 p. m.	71 %	70 %	− 1	„ „ „
24. „ 11,15 a. m.	90 %	89 %	− 1	Sonnenschein. Windig.
Mittel	59,7 %	59,8 %	+ 0,1	

Es zeigt sich bei dem Vergleich, daß dann und wann die Feuchtigkeit im Gras niedriger ist, und zwar nicht unbedeutend als diejenige der darüber liegenden Luftschicht. Die Unterschiede sind so auffallend groß, daß man ihre Ursache nicht allein in den ungleichen Methoden suchen darf. Im Sommer 1899 ist dies viermal, im Sommer 1900 zwölfmal beobachtet worden. In all diesen Fällen, mit Ausnahme von vier (am 16. und 18. August 1899 sowie am 20. und 21. Aug. 1900) ist die absolute Feuchtigkeit indessen größer, bisweilen nicht unbedeutend (z. B. am 6. Juli 1900 um 1,411 mm, am 14. August 1900 um 1,441 mm). Am Boden herrschte dabei eine so hohe Temperatur, daß die relative Feuchtigkeit dadurch niedriger wurde. Die vier anormalen Tage zeigen die ungewöhnliche Abweichung, daß auch die absolute Feuchtigkeit am Boden niedriger sein kann (am 21. August um 0,892 mm, 20. August um 0,725 mm). Da ich nicht glaube, daß dieser Unterschied bloß seinen Grund in einer fehlerhaften Bestimmung des Taupunktes hat, indem auch diese Observationen mit der größten Sorgfalt ausgeführt worden sind, so scheint mir die Behauptung berechtigt zu sein, daß auch am Boden dann und wann eine niedrigere absolute Feuchtigkeit eintreten kann. Ein Vergleich zwischen den gemachten Psykrometer- und Hygrometerbeobachtungen lehrt also, daß die absolute Feuchtigkeit am Boden im Rasen mit seltenen Ausnahmen bedeutend größer ist als in einer Höhe von 1,8 m, und daß im Rasen gewöhnlich die relative Feuchtigkeit auch nicht unerheblich höher ist, im Mittel Sommer 1900 5,6 %. Diese Behauptung gilt natürlich bloß für die Mittagsstunden an schönen Sommertagen, weil an anderen Tagen Beobachtungen noch nicht gemacht worden sind.

Die Forstmeteorologie hat sich viel mit Untersuchungen über Temperatur und Feuchtigkeit der Luft auf freien Plätzen und in geschlossenen Baumbeständen beschäftigt. Die hierbei gewonnenen Daten geben eine höhere, relative Feuchtigkeit der Luft für die Waldbestände als für die freien Plätze an. Die gefundenen Unterschiede sind indessen sicher nicht unbeträchtlich zu groß, indem bei der angewandten Aufstellung der Thermometer der Einfluß des Windes und der Strahlung sich geltend gemacht hat. Beobachtungen, die mit dem Assmann'schen Aspirationspsykrometer gemacht worden sind, wo diese störenden Einflüsse abgehalten worden waren, haben im Vergleich mit den Psykrometerbeobachtungen viel größere Übereinstimmungen zwischen freien Plätzen und Waldung gezeigt. In vielen Fällen sind die vorher gefundenen Differenzen zu Kleinigkeiten reduziert worden (siehe Schubert I). Da ich keine Versuche über die Transpiration der Bäume angestellt habe und aus den hier angeführten Gründen die Unterschiede wahrscheinlich sehr unbedeutend sind, so habe ich von Untersuchungen über die noch höhere Luftschicht innerhalb der Baumbestände Abstand genommen.

Kap. V. Einige Bemerkungen über die Humusbildung.

In einem früheren Kapitel ist die Bedeutung des Humus für die Verbreitung vieler Pflanzen erwähnt worden, meine eigenen Untersuchungen sind zwar noch von sehr unbedeutender Art, da aber derartige Untersuchungen von Laubwiesen noch nicht vorliegen, so dürfte ein Bericht meiner Beobachtungen hier seinen Platz finden.

Die Humusbildung ist bekanntlich als eine Oxydation, d. h. als eine Verbrennung der organischen Abfallsmassen anzusehen; als Endprodukte zeigen sich dann Wasser, Kohlensäure und Ammoniak. Es entstehen bei diesem Prozeß sehr verschiedene Zwischenbildungen, die Humusarten, die für die Vegetation von eminenter Bedeutung sind. In chemischer Hinsicht sind diese noch so gut wie unerforscht, vorläufig hat man sich dahin geeinigt, zwei Arten Humus auf trockenem Boden zu unterscheiden, nämlich Mull (milder Humus) und Torf (dänisch: Mor). Da eine Menge Faktoren, wie Temperatur und Feuchtigkeit, das Tier- und Pflanzenleben des Bodens, die chemische Beschaffenheit der verwesenden Pflanzenteile etc. auf die Humusbildung einwirken, so ist es ganz natürlich, daß eine Reihe verschiedener Zwischenformen dieser zwei Hauptarten in der Natur auftreten. In chemischer Hinsicht unterscheiden sich diese dadurch, daß der Mull neutral reagiert, während der Torf freie organische Säuren, Humin- und Ulminsäure, enthält.

Die sonnenoffenen Wiesen, die durch *Geranium silvaticum*, *Primula officinalis* u. a. charakterisiert sind, zeigen gewöhnlich ein Bodenprofil von folgendem Aussehen. Zu oberst befindet sich eine 3—4 cm mächtige Schicht aus ganz zähem Grastorf, der weiter unten mullartig und mit Sand gemischt wird, sich 7—8 cm tief in den Boden erstreckt und 8—9 % organische Reste enthält. Darunter liegt ein 10—15 cm mächtiges Lager grauweißen Sandes, der auf rotbraunem, ziemlich festem Kies ruht, welcher allmählich in den Untergrund übergeht. Dasselbe Aussehen hat das Bodenprofil in den lichteren Wacholderbeständen.

Die *Sesleria*-Wiesen dagegen geben Anlaß zu einer nicht unbeträchtlichen Torfbildung, die als eine 7—10 cm mächtige Schicht sich von dem darunterliegendem weißen, feinen Sand scharf abgrenzt, der Torf enthält 20—22 % organische Reste. Der Sand unter dem *Sesleria*-Torf zeigt keine Farbenveränderungen in verschiedenen Höhen, hat eine Mächtigkeit von 40—60 cm und ruht auf Ton. In sehr kleinen Mulden in den Kieslagern besteht die Vegetation aus ausgeprägten Hydrophyten, wie *Carex vesicaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Lythrum salicaria*, *Mentha arvensis*, *Caltha palustris* u. a., die eine ganz bedeutende Torfbildung hervorrufen können, die Torfschicht erreicht eine Höhe von 25—30 cm, ist von dem darunterliegenden Sande scharf abgegrenzt und enthält zwischen 85—90 % organische Bestandteile.

Die Haselstrauch- und Eschenhaine beherbergen eine ausgeprägte Humusflora. Nach den ausgezeichneten Untersuchungen P. E. Müller's (I) sind sowohl Mull als auch Torf durch ihre spezielle Vegetation gekennzeichnet, und viele Pflanzen können als „Leit"pflanzen für Mull, andere für Torf angesehen werden. Der Buchenmull hat einen Gehalt von 7—8 % anorganischer Reste, der Buchentorf einen solchen von 30—40 %.

Die Humusschicht in den Hasel- und Eschenhainen ist gewöhnlich von einem lose liegenden Lager von verwesenden Blättern, Zweigen und dergleichen bedeckt und erreicht eine Mächtigkeit von 9—15 cm. Im obersten Teile besteht der Humus so gut wie ausschließlich aus vermodernden, organischen Resten, in den unteren ist er mit Sand gemischt. Das Humuslager ist besonders in den Eschenhainen, durch die nach allen Richtungen sich ausbreitenden Wurzeln fest eingewebt und hat im Vergleich mit dem Buchenmull eine zähere Beschaffenheit. Der Gehalt an organischen Resten ist besonders groß, in den Haselhainen bis über 40 %, in den Eschenhainen etwa 40 %.

Die Humusbildungen in den Eschen- und Haselhainen dürften dem mullartigen Torf, den P. E. Müller (I. pag. 37—41) beschrieben hat, am nächsten kommen und sind vielleicht als eine Übergangsbildung zwischen Torf und Mull (vergl. P. E. Müller I, pag. 42—43) anzusehen, um so mehr als sie eine schwach saure Reaktion zeigen. Die organischen Reste sind, wenn wir die untersten Schichten ausnehmen, sehr unvollständig mit den mineralischen Bestandteilen des Bodens vermischt. Regenwürmer sind überhaupt sehr spärlich, denn trotz fleißigen Grabens sind nur wenige anzutreffen gewesen. Inbezug auf die Vegetation ist es bemerkenswert, daß wir hier ein inniges Gemisch zwischen ausgeprägten Mull- und Torfpflanzen finden. Als Repräsentanten der ersteren Art sind *Mercurialis perennis, Anemone nemorosa, Milium effusum, Adoxa moschatellina, Allium ursinum,* als solche der letzteren sind *Trientalis europaea, Majanthemum bifolium* zu nennen. In den Haselhainen hat auch der Boden eine ausgeprägte Neigung zur Torfbildung, denn hier und da finden sich kleine Rasenflächen von *Deschampsia flexuosa* mit Heidelbeeren, und die Humusschicht hat da einen völlig torfartigen Charakter angenommen.

Wenn die Fichte in die Laubwiesen hinein dringt, wird der Boden allmählich von den schwer verwesenden Nadeln bedeckt. Diese werden von Mycelfäden innig miteinander verbunden und bilden eine bis 10 cm dicke Schicht, die den alten, mehr mullartigen Boden bedeckt, in welchem noch die Wurzelstöcke von *Anemone nemorosa, Dentaria bulbifera* u. a. umherkriechen und einige dünne, bleichgrüne Blätter entwickeln. Wenn in solchen Beständen gelichtet wird, ist dieser Boden sogleich bereit, eine reiche Humusflora aus *Anemone nemorosa, Stachys silvatica, Dentaria bulbifera, Milium effusum* u. a. zu nähren.

Ein näheres Studium der Humusbildungen und ihrer Flora in den schwedischen Wäldern wäre ohne Zweifel eine sehr

lohnende Aufgabe, die sowohl praktisch als auch theoretisch wichtige Resultate liefern würde.

Kap. VI. Lichtbedürfnis der Bäume, Regelung der Sproßbildung und Reinigung der Krone, Lichtgenuß der Pflanzen in verschiedenen Baum- und Strauchbeständen.

Durch die Einführung der Bunsen-Roscoe'schen Lichtmessungsmethode in die Biologie infolge der bekannten Vereinfachungen Wiesner's hat man in der Pflanzengeographie ein wertvolles Mittel gewonnen, ungleiche Pflanzenstandorte inbezug auf den Lichtgenuß ziemlich genau zu charakterisieren; von dem bloßen Schätzen nach Augenmaß ist man ein bedeutendes Stück vorwärts gekommen zu sorgfältigen Messungen. Die Methode stützt sich bekanntlich auf das Schwärzen des Chlorsilbers im Lichte.

Die Strahlen verschiedener Wellenlängen haben aber einen ungleichen, physiologischen Wert, während die Wachstums- und Bewegungsvorgänge (Phototonus, Photomorphosen, Phototropismus, Phototaxis, Plasmabewegungen etc.) und möglicherweise auch die Bildung von Eiweisstoffen (Laurent et Marchal 1) in erster Linie von den stärker brechbaren Strahlen beeinflußt werden, sind bei der Kohlensäureassimilation hauptsächlich die schwächer brechbaren wirksam. Das Schwärzen des Chlorsilbers stellt jedoch nur einen Spezialfall der chemischen Wirkung des Lichtes dar, es sind hierbei vornehmlich die blauen und violetten Strahlen tätig. Es dürfte bei dem ersten Betrachten scheinen, als ob die Bestimmungen mittels dieser Methode nur einen beschränkten Wert hätten und für die Schätzung der Assimilationsbedingungen gar keine eigentliche Anwendung finden könnten. Unter gewissen Voraussetzungen ist es jedoch möglich, eine Beziehung herauszufinden, was weiter unten dargetan werden soll.

Die verschiedenen Strahlen des Sonnenlichtes finden bekanntlich eine sehr ungleiche Absorption in der Atmosphäre, die längeren Wellenlängen werden viel leichter, die kürzeren weniger leicht durchgelassen; je nach dem Sonnenstande und der Höhe der Atmosphäre hat das Licht also eine ungleiche Zusammensetzung. Die Resultate aus den Bestimmungen der blauen und violetten Strahlen an verschiedenen Punkten der Erde und bei ungleicher Sonnenhöhe lassen also keinen Vergleich zu inbetreff auf das respektive gesamte Tageslicht, was jedoch möglich ist, wenn die Unterschiede in Zusammensetzung des Lichtes innerhalb der Fehlergrenze der Methode zu liegen kommen. Eine Veränderung der Zusammensetzung erleidet auch das Licht beim Durchgang durch pflanzliche Medien; das Licht, welches bereits ein Blatt passiert hat, kann oft z. B. nicht in einem zweiten Stärkebildung erzeugen (Nagamatsz). Man könnte also vermuten, daß das Licht z. B. in dichten Baumbeständen eine andere Zusammensetzung als auf dem freien Felde hätte. Nach

den Untersuchungen, die Wiesner zusammen mit Linsbauer (Wiesner IV pag. 8—13) angestellt hat, beträgt jedoch das durch Absorption und Reflexion veränderte Licht bloß einen verschwindenden Anteil vom gesamten diffusen Licht unterhalb einer Baumkrone, spielt also keine große Rolle. Das direkt eingeströmte diffuse Licht überwiegt nämlich so bedeutend das durch Absorption veränderte, daß letzteres bei den angewandten Methoden übersehen werden kann. Wiesner wendet daher seine Methode an, um das Verhältnis des diffusen Lichtes auf einem Pflanzenstandorte zum gesamten Tageslichte zu bestimmen, welche Bestimmung demnach sowohl für die kürzeren als auch für die längeren Wellenlängen innerhalb der Fehlergrenzen der Methode zulässig ist. Nur wenn der Lichtgenuß im Schatten so tief sinkt, daß er bloß $^1/_{80}$ von dem gesamten Tageslichte beträgt, hat Wiesner eine Veränderung in der Zusammensetzung des Lichtes wahrnehmen können; die Bestimmungen von Lichtstärken unterhalb dieses Wertes sind also immer etwas fehlerhaft.

Aus obigem Grunde sehe ich es als berechtigt an, die Methode auch für das ungefähre Schätzen der bei der Assimilation wirksamen Strahlen anzuwenden. Eine Lichtmessungsmethode für diese Aufgabe direkt sollte übrigens ganz in erster Linie die Helligkeitsverhältnisse berücksichtigen, weil die sogenannte sekundäre Assimilationskurve, die für die assimilatorische Gesamtleistung ein Ausdruck ist, mit der Helligkeitskurve nahezu parallel geht und nicht etwa mit der Engelmann'schen Absorptionskurve. Die sekundäre Assimilationskurve kann jedoch je nach den ungleichen äußeren Bedingungen einen verschiedenen Verlauf nehmen und es dürfte daher mit vielen Schwierigkeiten verbunden sein, diese genau festzustellen und eine für diesen Zweck geeignete Methode ausfindig zu machen.

Meine Lichtbestimmungen haben hauptsächlich zum Ziel gehabt, einigermaßen anwendbare Zahlenwerte für die verschiedenen Beschattungsverhältnisse der untersuchten Laubwiesen zu sammeln. Die dazu erforderlichen Untersuchungen machten natürlich Bestimmungen des gesamten Tageslichtes nötig, wobei sich ein kleiner Beitrag zur Kenntnis des Lichtklimas der untersuchten Gegend herausstellte. Fortlaufende, regelmäßige Observationen hierüber liegen indessen nicht vor. Diese Beobachtungen dürften jedoch von einigem Werte sein, und darum werden die Mittelzahlen für die Monate Juli und August von klaren, wolkenfreien Tagen von der Mittagszeit $^1/_2$12—$^1/_2$1 Uhr hier mitgeteilt, gleichzeitig sind die entsprechenden Mittelwerte von Wien nach Wiesners zweijährigen Beobachtungen beigefügt worden. (Wiesner VI).

	Skabbholmen:	Wien:
1.—15./7.	0,999	1,273
15.—31./7.	0,944	1,258
1.—15./8.	0,823	1,245

Aus diesen wenn auch wenigen Beobachtungen geht ganz deutlich hervor, daß die Maxima im Vergleich zu dem Lichtklima Wiens bedeutend zurückstehen. In Wien war das höchste beobachtete Maximum im Juli 1,500, auf Skabbholmen 1,226; nach Wiesner's Berechnungen (V pag. 63) soll die chemische Intensität des Sonnenlichtes in Christiania am 21. Juni 12 h bei völlig klarem Wetter 1,150 betragen, ein Wert, der von dem auf Skabbholmen beobachteten nicht wesentlich abweicht.

Der wechselnde Lichtgenuß in den Laubwiesen wird so gut wie ausschließlich durch die Vegetation selbst bestimmt, die Konfiguration des Bodens spielt dabei keine oder nur eine sehr untergeordnete Rolle. Es sind die Bäume und Sträucher selbst mit ihrem ungleichen Lichtbedürfnis, welche die wechselnde Beleuchtung der niedrigen Pflanzen verursachen.

Das Lichtbedürfnis der Bäume tritt nicht allein durch den dichteren oder lichteren Stand der einzelnen Individuen, sondern auch durch die Verzweigungsverhältnisse der Kronen zu Tage, indem diejenigen Bäume, welche mehr Schatten vertragen können, eine dichtere, diejenigen, welche mehr Licht lieben, eine dünnere Krone haben. Das Lichtbedürfnis läßt sich hierbei unter anderem durch einen Vergleich des Innenlichtes der Krone mit dem Außenlicht ganz gut bestimmen. Am Mittag, wenn die Sonne am höchsten steht, beträgt der relative Lichtgenuß im Innern der Krone ein Minimum, das nach den Untersuchungen Wiesner's für jede Art innerhalb gewisser Grenzen charakteristisch ist und nach einem gewissen Alter des Baumindividiums konstant bleibt. In den drei Sommern 1899—1901 sind an klaren Sommertagen eine Reihe Bestimmungen gemacht worden, um die wichtigsten Bäume in dieser Hinsicht zu studieren. Hierfür wurden im allgemeinen freistehende, einzelne Bäume gewählt. Zum Vergleich mit meinen eigenen Beobachtungen werden einige Daten aus Wiesner's Untersuchungen bei Wien mitgeteilt: (Wiesner IV. pag. 52.)

	Skabbholmen.	Wien.
Fraxinus excelsior	$\frac{1}{5,2}$ — $\frac{1}{6,1}$	$\frac{1}{5,8}$
Sorbus aucuparia	$\frac{1}{5,2}$ — $\frac{1}{8}$	—
Betula verrucosa	$\frac{1}{7}$ — $\frac{1}{8}$	$\frac{1}{9}$
Pinus silvestris	$\frac{1}{9}$ — $\frac{1}{10}$	$\frac{1}{11}$ [1])
Populus tremula	$\frac{1}{8,8}$	—
Sorbus suecica [2])	$\frac{1}{15,8}$	—

[1]) Bestand aus *P. Laricio* und *nigra*.

[2]) Sehr schönes Individuum mit einer großen abgerundeten Krone.

	Skabbholmen.	Wien.
Acer platanoides [1]	$\frac{1}{14}-\frac{1}{17}$	—
Juniperus communis	$\frac{1}{19}-\frac{1}{21}$	—
Corylus avellana [2]	$\frac{1}{18}-\frac{1}{20}$	—
Quercus robus [3]	$\frac{1}{19}-\frac{1}{21}$	$\frac{1}{26}$ [4]
Picea excelsa	$\frac{1}{28}-\frac{1}{33}$.	—

Unter ungleichen äußeren Verhältnissen wechselt das Lichtbedürfnis der Bäume nicht unwesentlich; daß jedoch Werte, die auf sehr weit voneinander getrennten Orten gefunden worden sind, einander ziemlich nahe kommen können, zeigen meine Ziffern in Vergleich mit denen von Wiesner. Dasselbe Ergebnis habe ich erhalten bei Lichtbestimmungen von vier Baum arten bei Fågelsjö in der Filialgemeinde Hamras, zu Loos' Kirchspiel in Helsingland gehörig, mitten in einem wahren Waldgebiet des südlichsten Teiles von Norrland.

Betula verrucosa [5]	$\frac{1}{5,8}-\frac{1}{8}$
„ *odorata*	$\frac{1}{7}-\frac{1}{8}$
Populus tremula	$\frac{1}{6}-\frac{1}{8}$
Sorbus aucuparia	$\frac{1}{6}-\frac{1}{9}$

Wiesner hat durch eine Reihe von Untersuchungen das Zustandekommen dieses Lichtminimums in der Krone aufzuklären versucht. Die Entwickelung der Krone ist mit dem Absterben und Abwerfen von Sprossen oder ganzen Sproßsystemen auf das innigste verknüpft und diese Regelung der Laubsproßbildung verläuft auf eine verwickelte, sicherlich noch nicht völlig klargestellte Weise.

Daß die Vermehrung der Laubsprosse eines Holzgewächses nicht in den durch die Organisation der letzteren gegebenen geometrischen Verhältnissen vor sich geht, sondern früher oder später eingeschränkt wird, ist schon lange bekannt. Wenn wir

[1]) Nur kleine, junge Bäume sind untersucht worden.
[2]) Einzeln stehende Sträucher auf dürrem Boden mit lichtem Laubwerk.
[3]) Schöne Individuen in besonders gutem Boden.
[4]) *Quercus pedunculata.*
[5]) Sehr schöner, großer Baum.

uns vorstellen, daß ein Baum bei jedem Jahressproß dieselbe Zahl *(p)* Knospen entwickelt, so würde, wenn alle Knospen zur Entwickelung kämen, in n Jahren die Zahl von Terminal- und Axillarsprossen den Wert von

$$(p + 1)^{n-1}$$

erreichen, was sich leicht berechnen läßt. Indessen kommen bei weitem nicht alle Knospen zur Entwickelung, die am günstigsten gestellten werden entwickelt, während die anderen früh oder später absterben oder zur Ruhe gehen. Ein Beispiel wird hier aus Wiesner's Arbeiten entnommen. Ein zehnjähriger Birkenast, der an jedem Sprosse nur zwei Axillarsprosse alljährlich erzeugt, müßte 19 683 Laubsprosse besitzen, tatsächlich aber wurden nur 238 gezählt. Mit diesem Absterben der Laubsprosse geht ein Einschränken der Zweigordnungen parallel; eine hundertjährige Eiche müßte 99 Zweigordnungen besitzen, tatsächlich aber werden gewöhnlich nur 5—6 beobachtet. (Wiesner IV, p. 71).

Im allgemeinen ist bei unseren Laubbäumen die Zahl der faktisch vorhandenen physiologisch, nicht morphologisch gegebenen[1]) Zweigordnungen ganz klein und steht hinter dem, was theoretisch möglich wäre, bedeutend zurück. Die höchste, von mir beobachtete Zahl ist 8, bloß bei durch Baumschnitte geschädigten Individuen ist eine höhere Zahl wahrgenommen worden. Unter den in den Laubwiesen wichtigeren Bäumen sind in den Herbsten 1902 und 1903 die Zahl der Zweigordnungen bei folgenden gezählt worden[2]):

Prunus padus — 5,
Tilia ulmifolia — 6—7,
Corylus avellana — 6—7,
Ulmus montana — 6—7 (8),
Fraxinus excelsior 6—7,
Betula verrucosa — (6) 7—8,
Quercus robur — 6—7,
Acer platanoides — 6—7 (8),
Alnus glutinosa — 6.

Durch das Einschränken der Zweigordnungen und das Absterben gewisser Knospen und Zweige kommt die für das Ausnutzen des Lichtes geeignete Form der Baumkrone zustande, die wir tatsächlich vorfinden, anstatt des hexenbesengleichen Gewirrs, das entstehen würde, wenn alle Knospen und Sprosse zur Entwickelung kämen. Das Licht ist neben anderen Faktoren dabei in zweifacher Weise nach den Wiesner'schen Untersuchungen wirksam. Teils kommen viele Knospen infolge ungenügender Beleuchtung nie zur Entwicklung, teils wird die normale Weiterentwickelung der Sprosse gehemmt. Weiter tritt

[1]) Ein durch sympodiale Verzweigung entstandenes Zweigsystem wird hier als eine Zweigordnung gerechnet.

[2]) Der Schaft des Baumes ist, in Übereinstimmung mit den Wiesnerschen Beobachtungen, nicht mitgezählt worden. Die Observationen sind in der Nähe von Stockholm gemacht worden.

ein Einschränken der Laubsprosse ein durch den morphologischen Aufbau der Sprosse[1]), nämlich durch Blütenbildung, sympodiale Verzweigung und anderweitiges Absterben des Haupttriebes bei dekussierter Blatt- und Zweiganordnung.

Wenn durch diese Untersuchungen Wiesner's das Problem der Zweigbildung und des Aufbaues der Baumkrone wahrscheinlich noch nicht völlig gelöst ist, so sind seine Daten doch von größtem Interesse. Zu den wichtigsten Tatsachen gehören seine Beobachtungen über die Birke, bei welcher die Zweigbildung innerhalb der Krone bereits bei einem ziemlich hohen Lichtgenuß, der für eine lebhafte Assimilation sehr gut ausreicht, schon eingeschränkt wird. Über die Beziehung der Assimilation zum Absterben und Abwerfen der Zweige im Innern der Laubkrone, ein Thema, das zu den wichtigsten in der Physiologie der Bäume gehört, sind von mir vielfach Untersuchungen eingeleitet worden.

Von den unten genannten Arten habe ich im allgemeinen eine Mehrzahl Individuen beobachtet, die ein gut übereinstimmendes Ergebnis gegeben haben. Die Assimilationsintensität wurde mit Sachs' Jodprobe bestimmt.

Fraxinus excelsior: mit diesem Baum sind sehr zahlreiche Versuche gemacht und mehrere Individuen sind genau untersucht worden. Die Blätter erzeugen sehr lebhaft Stärke, und die in Abendstunden gepflückten Blätter werden durch Behandeln mit der Jodprobe metallisch glänzend schwarzblau gefärbt. Ein Unterschied zwischen den äußeren und den innersten Blättern der Baumkrone ist nicht zu beobachten, wenn nicht bisweilen die inneren Blätter eine stärkere Farbe zeigen. Dasselbe gilt auch bei *Sorbus aucuparia*, welcher Baum mehrfach untersucht worden ist; selbst auch bei großen Individuen, wo die Reinigung der Krone schon sehr weit fortgeschritten ist, habe ich dieselben Verhältnisse wiedergefunden. Die Birke *(Betula verrucosa)* kommt diesen Arten sehr nahe, die inneren Blätter sind ein wenig minder reich an Stärke als die äußeren, die Unterschiede sind jedoch sehr klein. Diese drei Bäume, die Esche, die Eberesche und die Birke, bilden zusammen eine Gruppe, welche sich durch eine sehr gleichmäßige Verteilung der Assimilationstätigkeit in der Baumkrone auszeichnet.

Schon der Ahorn weicht von diesen Bäumen ab, es ist ein gewiß nicht großer, jedoch ganz deutlicher Unterschied zwischen den äußeren und inneren Blättern vorhanden, die letzteren sind nicht so reich an Stärke wie die ersteren. *Alnus glutinosa*, *Pyrus malus* und *Pyrus malus β mitis* zeigen mit Ahorn übereinstimmende Erscheinungen. Bei *Sorbus suecica* werden die Unterschiede schon ausgeprägter; während die äußeren Blätter beim Behandeln mit der Jodprobe metallisch glänzend schwarz gefärbt werden, sind die inneren nur schwärzlich bis mattschwarz gefärbt. *Quercus robur* kommt diesem Baume sehr nahe, nur sinkt die Assimilationstätigkeit der inneren Blätter noch weiter, indem

[1]) Vergl. auch Kjellman II.

sie bloß hellgelb oder ledergelb werden, d. h. sie enthalten keine oder sehr wenig Stärke. *Corylus avellana* zeigt dieselben Verhältnisse, wenn auch noch ausgeprägter: eine ganz bedeutende Herabsetzung der Assimilation innerhalb der Krone ist stets zu beobachten, jedoch unter ungleichen Bedingungen mehr oder minder weit fortgeschritten. Bei Sträuchern auf magerem Boden, die noch ziemlich lichtes Laubwerk besitzen, enthalten die inneren Blätter einen nicht unbedeutenden Stärkegehalt, wo aber die Haselsträucher auf gutem Boden sich dichter zusammenschließen, geht die Verminderung der Assimilation sehr weit, sodaß die innersten Blätter nur wenig oder sogar keine Stärke bilden, während die äußeren immer große Mengen davon aufspeichern. Einige Beispiele mögen dies weiter beleuchten.

Am 12. Juli 1900 wurden auf Lidö mehrere Haselstrauchgruppen untersucht. Die äußeren, dem vollen Sonnenlicht ausgesetzten Blätter zeigten am Abend einen großen Reichtum von Stärke und in solchen äußeren Teilen der Krone, wo nur diffuses Licht Zutritt hatte, waren die Blätter genau ebenso reich daran. Die Jodprobe zeigte ein Maximum des Stärkegehalts. In inneren Teilen der Kronen war stets eine Herabsetzung der Assimilationstätigkeit zu beobachten, aber in ungleichem Grade vorgeschritten, wie aus unten angeführten Daten hervorgeht.

1. Strauchgruppe auf freiem Felde. Mittagsminimum innerhalb der Gruppe $\frac{1}{32}$. Die inneren Blätter zeigen einen Gehalt von 2–3 [1]).
2. Dichterer Bestand auf besserem Boden. Mittagsminimum $\frac{1}{51}$. Stärkegehalt der inneren Blätter 1—2.
3. Dichterer Bestand auf besserem Boden. Mittagsminimum $\frac{1}{59}$. Stärkegehalt der Blätter 1—2.

Von *Fraxinus excelsior* und *Sorbus aucuparia*, wo auch die innersten Blätter lebhaft assimilieren, gibt es also einen allmählichen Übergang zu *Corylus avellana*, deren innere Blätter fast gar keine oder nur sehr wenig Stärke erzeugen. Die Verschiedenheiten in der Assimilationstätigkeit der Blätter hängen, wie aus den mitgeteilten Daten hervorgeht, auf das innigste mit dem Lichtgenuß im Innern der Krone zusammen.

Das Absterben gewisser, weniger stark beleuchteter Zweige ist also eine Erscheinung, die bei den ungleichen Bäumen unter sehr verschiedenen, physiologischen Umständen stattfindet: bei der Esche, Eberesche, der Birke, tritt es schon ein, wenn die Blätter noch völlig ernährungstätig sind, bei der Hasel ist dagegen die Assimilationsarbeit stark herabgesetzt.

---

[1]) Über die Bedeutung dieser Ausdrücke siehe Näheres im nächsten Kapitel (p. 380).

Bei der letzterwähnten Pflanze spielt wahrscheinlich die herabgesetzte Wirksamkeit der Blätter eine wichtige Rolle; das Blatt ist sehr angewiesen auf seine Assimilationstätigkeit (Vöchting I, Jost I), hört es infolge des Lichtmangels oder des Kohlensäuremangels auf zu assimilieren, so erreicht es nicht seine normale Entwickelung und fristet sein Dasein nur kurze Zeit. Während trüber, regnerischer Tage, wenn das Licht schwach ist, vergilben oft die Blätter in der Krone und fallen ab und verursachen so das Vertrocknen und Absterben der Zweige. Bei den Bäumen mit den lichten Kronen, wo die Assimilationstätigkeit der Blätter sehr gleichmäßig verteilt ist, kann dieser Faktor indessen nicht tätig sein. Möglich ist, daß bei diesen, wie aus Wiesner's Untersuchungen hervorzugehen scheint, die Weiterentwickelung der Sprosse ungewöhnlich hohen Lichtgenuß erfordert. Ohne diese schwierige Frage beantworten zu können, will ich jedoch auf einige Verhältnisse aufmerksam machen. Wenn wir bloß das Licht und den morphologischen Aufbau der Sprosse beim Lösen dieses Problems in Betracht ziehen, sind sicherlich nicht alle hierbei tätigen Kräfte berücksichtigt worden. In erster Linie hat man auch die Korrelation zwischen verschiedenen Zweigsystemen zu berücksichtigen; ein Baum ist nicht als ein völlig harmonischer Organismus zu betrachten, vielmehr stehen die einzelnen Zweige und Zweigsysteme in Konkurrenz miteinander, einige, nämlich die in der Baumkrone am günstigsten exponierten, werden auf Kosten anderer befördert. Diese Korrelation ist von Kjellman bei seinen Studien über die nordischen Bäume (II) vielfach berücksichtigt worden, und was das Austreiben der Knospen betrifft, so hat Jost (II) bei der Buche in allerschönster Weise Korrelationen nachgewiesen. An einem verdunkelten Zweige an der Buche unterbleibt nämlich das Austreiben der Knospen, was indessen an von der Mutterpflanze getrennten Zweigen auch im Dunkeln stattfindet, die belichteten Knospen verhindern also die Entwickelung der verdunkelten. Wie man den Vorgang dieser Korrelation aufzufassen hat, ist eine offene Frage; ob man hier von ungleichen, organbildenden Stoffen im Sinne Sachs', welche seitens der belichteten Knospen von den unbelichteten weggezogen werden, oder von einer Art Reizleitung sprechen darf, ist mit unserer jetzigen Kenntnis dieser Erscheinungen nicht zu entscheiden.

Derartige Korrelationen dürften in vielen Hinsichten bei dem Aufbau der Baumkrone mitwirken und vielleicht können sie eine Erklärung für das Absterben gut belichteter Sprosse abgeben. In vielen Fällen dürfte es sich auch um Nahrungsströme innerhalb der Krone handeln, und die Verzweigung des Haselstrauchs gibt in dieser Hinsicht sehr wichtige Aufschlüsse. Dieser Strauch hat bekanntlich zwei Arten von Sprossen, nämlich teils ausgeprägt dorsiventrale, mit zweizeilig angeordneten Blättern, die den Hauptteil der Krone bilden, teils orthotrope Sprosse mit radiären Blättern (nach $\frac{1}{3}$). Diese letzteren bilden sich an

der Basis großer Sträucher und fahren fort, den ganzen Sommer hindurch zu wachsen, erst Ende August schließen sie ihre Entwickelung ab; die Blätter werden sehr breit und groß, ihr Assimilationssystem ist aber ganz kümmerlich entwickelt (siehe weiter Kap. VIII pag. 403), oft tritt keine Stärkebildung in den Chloroplasten ein. Trotzdem erhalten die Sprosse eine gute Ausbildung und verholzen mit Ausnahme des obersten Teiles genügend, um überwintern zu können und zum Aufbau der Krone beizutragen. Diese erweisen sich deutlich als vom Wurzelsystem und wahrscheinlich auch von den anderen Zweigen besonders kräftig ernährte Sprosse. Ihre Entwickelung verläuft indessen bei einem Lichtgenuß von oft bloß $\frac{1}{50}$—$\frac{1}{60}$, bisweilen noch weniger vom gesamten Tageslicht, bei welchem die übrigen Sprosse verkümmern und deren Blätter nicht ihre volle Größe erreichen, denn schon bei einem Lichtgenuß von $\frac{1}{30}$ werden diese gehemmt. Es scheint mir dies ein Beweis dafür zu sein, daß bei guter Nahrung (in diesem Fall nur für einen Sproß) die Entwickelung der Organe weniger Licht erfordert, als bei beschränkter Nahrungszufuhr.

Dasselbe finden wir wieder, wenn wir die Bäume und Sträucher auf ungleichen Bodenarten betrachten. Schon die angeführten Beobachtungen lehrten, daß auf gutem Boden die einzelnen Individuen sich dichter stellen und ihre Kronen dichter werden als auf magern. Die Erfahrung der Forstleute und Gärtner geht in derselben Richtung, und Ramann (I pag. 299—300) spricht sich nach einer Darlegung der Bedeutung des Lichtes für den Baum folgendermaßen aus: „Demgegenüber ist nun festzuhalten, daß alle Baumarten sich auf besseren Böden geschlossener halten, als auf geringeren. Das Maß des Lichteinfalls ist in unseren Gebieten ein sehr einheitliches und nur von der Neigung und Richtung der Flächen abhängig. Würde die Belichtung maßgebend sein, so müßten sich die Lichtholzarten auch auf den verschiedenen Bodenarten gleichmäßig licht stellen. Es geschieht dies aber nicht. Schon hieraus ist ohne weiteres zu schließen, daß andere Einwirkungen, sowohl individuelle Veranlagung, wie auch namentlich die Deckung des Bedarfs an Wasser und Mineralstoffen von größerer Bedeutung sind als die des Lichteinfalles.“

Nach dem Gesagten ist der vorgefundene Wechsel des Lichtbedürfnisses möglich folgenderweise erklärlich: auf guten, wasser- und nahrungsreichen Böden kann das Wurzelsystem leichter einen kräftigen Nahrungsstrom in die Krone emportreiben als auf magerem, die Konkurrenz um die Nahrung zwischen den einzelnen Zweigsystemen wird in dem letzten Falle größer und die minder günstig stehenden Zweige gehen früher als auf gutem Boden zugrunde.

Weiter ist, was auch Stahl (II) hervorgehoben hat, in Betracht zu ziehen, daß die Transpirationsbedürfnisse bei der Entwickelung der Laubkrone von großer Bedeutung sind, bei den

Bäumen mit lichter Belaubung werden auch die im Innern der Krone stehenden Blätter noch genügend durch die Strahlung erwärmt, um im hinreichenden Maße transpirieren zu können und so zu den nötigen Mengen von Nährsalzen zu gelangen. Wenn nun diese Blätter beschattet werden, können sie zwar noch genügend assimilieren, aber sie erhalten zu wenig Licht, um eine genügende Wasserdurchströmung unterhalten zu können. Die Zweige der lichtbedürftigen Bäume vertrocknen daher, nicht etwa, weil die Blätter ungenügend assimilierten, sondern weil sie bei sinkendem Lichtgenuß nicht genug transpirierten. Diese Theorie ist ohne Zweifel sehr anregend; noch entbehrt man jedoch der nötigen Untersuchungen über die Frage, ob wirklich mit der sinkenden Beleuchtung eine Verminderung des Aschengehalts der Blätter eintritt oder nicht.

Das Lichterwerden der Baumkronen und der dünnere Stand der einzelnen Baumindividuen, das heißt der erhöhte Lichtgenuß, auf mageren Böden ist keine einzig dastehende Erscheinung, sondern ein Phänomen von größerer Tragweite. Denken wir zuerst an unsere heimatliche Vegetation, so finden wir da, daß Bäume mit lichten Kronen, wie Birke, Espe und Kiefer auf den dürftigsten Standorten wachsen können, und wenden wir uns dann zu den Wüstenpflanzen, also Gewächsen, bei welchen die Nahrungszufuhr wenigstens zeitweise auf große Schwierigkeiten stößt, so sehen wir, daß letztere, nach den Untersuchungen Wiesner's (IV pag. 30—31), beinahe das gesamte Tageslicht genießen, ihre ungleichen Organe beschatten einander nur in beschränktem Maße. Sogar in den meterhohen Sträuchern der *Zilla*-Arten ist die Lichtreduktion so gering, daß sie sich nur schwer hat feststellen lassen. Mit der Ausbildung von xerophytischen Charakteren scheint daher das Lichtbedürfnis größer zu werden. Wir haben es hier sicherlich mit sehr wichtigen und in die Organisation der Pflanzen tief hineingreifenden Erscheinungen zu tun, und würde es eine sehr wichtige und verlockende Aufgabe sein, diese unter allgemeine Gesichtspunke zu bringen und physiologisch klar zu stellen. Noch entbehrt man genügender Kenntnisse über die Transpiration der Pflanzen auf ungleichen Bodenarten, über die Nahrungsökonomie der Xerophyten etc. So z. B. ist es sehr wahrscheinlich, daß mit ungleicher Menge der Nahrung im Boden das Transpirationsoptimum varriiert, aber wie, ist noch nicht ermittelt.

Die lichtbedürftigen Bäume unterscheiden sich von den schattenertragenden hinsichtlich des anatomischen Baues der Blätter, indem die ersteren ziemlich gleichmäßig gebaute Blätter in der Krone besitzen, die letzteren dagegen eine weitgehende Differenzierung in ausgeprägten Sonnen- und Schattenblättern aufweisen. Bei der Birke, der Esche sind die inneren Blätter nur wenig verschieden von den äußeren, bei der Hasel unterscheiden sich beide Arten sehr bedeutend voneinander. Mit dieser ungleichen Ausbildung hängt auch eine bedeutende Veränderung und Herabsetzung des Stoffwechsels (siehe Kap. VII pag. 400) zusammen.

Die bisher erwähnten Lichtbestimmungen sind an freistehenden Bäumen und zwar auf nicht besonders gutem Boden gemacht worden. Bedeutend tiefer senkt sich daher das Lichtminimum, wenn die Bäume sich auf gutem Boden enger aneinander schließen und dichtere Kronen entwickeln. Die nun folgenden Lichtmessungen sind aber alle angestellt worden, um den Lichtgenuß der Pflanzen in den verschiedenen Beständen zu bestimmen und sind nahe am Boden gemacht worden.

Im Frühling ist die Beschattung in den Haselstrauch- und Eschenhainen noch sehr gering, und die unbelaubten Zweige und Stämme lassen der tieferliegenden Vegetation viel Licht zuströmen, doch genießen die Pflanzen nicht das volle Tageslicht, da dieses schon ein wenig gedämpft ist. Am 13. Juni 1902 wurden hierüber mehrere Beobachtungen angestellt. Die Knospen der Haseln waren schon ausgetrieben, aber die nach unten gerichteten, etwas rötlichen, stark zusammengefalteten Blätter waren noch sehr klein, knapp über 1 cm lang. Die Esche blühte schön, die Blattknospen aber waren noch geschlossen; die Traubenkirsche hatte ihre Blätter schon entfaltet, *Ribes alpinum* und *Lonicera xylosteum* dagegen waren völlig belaubt. Es war ein schöner, wolkenloser Tag, um 10 Uhr vorm. betrug die gesamte Lichtintensität einen Wert von 0,780, um $^1/_2$12 Uhr 0,953, um 12 Uhr 1,009.

In den lichtesten Teilen des Haselhaines betrug der relative Lichtgenuß $\frac{1}{1,5}$ und unter dem Dach von schwachbelaubten Zweigen war er wechselnd von diesem Wert an bis zu $\frac{1}{2,3}$, letzteres an den dichtesten Stellen, das Mittel von 10 Beobachtungen betrug $\frac{1}{1,7}$, inmitten der größeren Sträucher war das Licht etwas schwächer und wechselte von $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{3}$. In den Eschenhainen war auch der Lichtgenuß ziemlich variierend, an den offensten Punkten betrug er von $\frac{1}{1,2}$ konnte aber auch auf $\frac{1}{2,8}$ sinken, drei verschiedene Bestände wurden untersucht, der erste zeigte im Durchschnitt einen Lichtgenuss von $\frac{1}{1,4}$, der zweite einen solchen von $\frac{1}{1,7}$, der dritte von $\frac{1}{1,8}$.

Die Belaubung der Bäume und Sträucher führt weitgehende Veränderungen im Lichtgenuß mit. Wenn wir zuerst die Eschenhaine in Betracht ziehen, die auf etwas feuchten Standorten in ihren schönsten Formen entwickelt sind, so herrscht in diesen ein bedeutend tieferer Schatten als innerhalb der Laubkronen der freistehenden Bäume, schon an den lichtesten Stellen sinkt

das Lichtminimum auf $\frac{1}{10{,}8}$ vom gesamten Tageslicht und in den den dichteren Beständen habe ich oft ein Minimum von $\frac{1}{14}$, ja sogar $\frac{1}{17{,}5}$ beobachtet. Die Blätter an den unteren Zweigen der Bäume solcher Haine zeigen eine deutliche Herabsetzung der Assimilationstätigkeit durch einen geringeren Stärkegehalt an und die kleinen, schwach belaubten und sehr langsam wachsenden, oft absterbenden Bäume, welche unter den älteren wachsen, leiden in hohem Grade durch die Beschattung, indem ihre Blätter auch an schönen, warmen Sommertagen bloß eine geringe Stärkebildung zeigen.

Die Belichtungsverhältnisse in den vollbelaubten Haselbeständen sind vielfach und sehr genau studiert worden. Unter dem Laubdach, welches die Zweige der verschiedenen mehr oder minder dichtstehenden Sträucher untereinander bilden, ist im Durchschnitt ein Mittagsminimum von $\frac{1}{30}$ beobachtet worden, der höchste beobachtete Lichtgenuß ist $\frac{1}{27}$, der niedrigste $\frac{1}{33}$, aber von diesen Werten an sinkt gegen die Mitte der Sträucher hin das Lichtminimum noch bedeutend, am Fuße der Stämme beträgt es oft bloß $\frac{1}{50}-\frac{1}{60}$ vom gesamten Tageslicht, und in mitten größerer, üppig entwickelter Sträucher sinkt es bisweilen noch ein wenig mehr.

Die Wacholderbestände zeigen eine sehr wechselnde Beschattung, je nach dem sehr variierenden Habitus des Wacholders. Bisweilen bestehen die Sträucher aus groben, unten nicht mit Zweigen besetzten Stämmen, welche von einem Punkt aus sich nach ungleichen Richtungen hin erstrecken, bisweilen schließen sich die einzelnen Sträucher dichter zusammen und bilden mit ihren gröberen und feineren nadelbesetzten Zweigen ein mehr oder minder dichtes Dach über der Bodenvegetation. In solchen Beständen ist in der Regel ein Lichtminimum von $\frac{1}{17}$ beobachtet worden, dasselbe kann jedoch auch bis $\frac{1}{18}$ und $\frac{1}{27}$ sinken.

Die Fichte weist in den kleinen Beständen, die hier und da in den Laubwiesen emporwachsen, eine ziemlich wechselnde Beschattung auf: in Beständen von größeren, ganz kräftigen Bäumen habe ich inmitten des Bestandes ein Minimum von $\frac{1}{24}-\frac{1}{27}$ beobachtet, aber in den kleinen, aus ganz jungen, dichtstehenden Individuen bestehenden Gruppen ist das Lichtminimum

am Mittag bedeutend niedriger, $\frac{1}{50} - \frac{1}{60}$, ja bisweilen unter jungen Individuen, welche noch nicht begonnen haben, sich zu reinigen, ist ein noch tieferes beobachtet worden.

Kap. VII. Die Assimilationsintensität auf den sonnenoffenen Wiesen und in verschiedenen Baum- und Strauchbeständen.

Bei den meisten höheren Pflanzen, besonders den Dikotylen, tritt bekanntlich die Stärke als erstes, sichtbares Produkt der Kohlensäureassimilation auf, viele Pflanzen, namentlich nicht wenige Monokotylen, erzeugen jedoch gewöhnlich keine Stärke in ihren Chloroplasten, sondern nur Kohlenhydrate einfacherer Konstitution, Zuckerarten hauptsächlich Monosacchariden und Disacchariden. Es ist jedoch kein prinzipieller Unterschied zwischen Stärke- und Zuckerblättern, bei vielen der letzteren gelingt es durch gesteigerte Assimilation bei gleichzeitig verhinderter Ableitung der Assimilaten, Stärke zu erzeugen, bisweilen genügt es, durch Plasmolyse die Konzentration zu erhöhen, um Stärke infolge des höheren osmotischen Druckes aus Zucker zu bilden.

Nach der von Arthur Meyer (I) begründeten Auffassung, deren Berechtigung auch von vielen anderen Forschern (Schimper (II), Hans Winkler I u. n. a.) experimentell bestätigt worden ist, werden bei der Assimilation zuerst Glykosen oder andere reduzierende Zuckerarten gebildet, welche, wenn die Konzentration einen gewissen Grad erreicht hat, zur Stärkebildung Anlaß geben Bei den gewöhnlich stärkebildenden Pflanzen liegt der gewöhnliche Konzentrationspunkt sehr niedrig: in stärkereichen Blättern sind unter normalen Umständen nur geringe Mengen von Glykosen gefunden worden (siehe z. B. Arthur Meyer I, pag. 467 —468), und bei diesen treten schon bei geringer Assimilation Stärkekörner in den Chloroplasten auf, bei den reduzierende Zuckerarten aufspeichernden Blättern ist eine höhere Konzentration für eine Stärkebildung notwendig.

Die Stärkebildung ist nach den Untersuchungen von Hans Winkler (I) eine allgemeine Eigenschaft der Chromatophoren der höheren Pflanzen, und wenn eine solche nicht stattfindet, ist die Ursache in den allermeisten Fällen nicht in einer Funktionsunfähigkeit der betreffenden Chloroplasten, sondern in ungenügender Konzentration der erforderlichen Kohlenhydrate zu suchen. Für die Stärkebildung ist weiter die Gegenwart von Sauerstoff und eine nicht zu niedrige Temperatur (siehe z. B. Lidforss I) nötig, wohingegen (Winkler I, pag. 530) das Licht hierbei keine Rolle spielt; auf Zuckerlösungen gelegte, stärkefreie Blätter bilden ebenso leicht Stärke im Dunkeln als im kohlensäure-freien Raum bei Licht.

Für die Beurteilung der Assimilationsarbeit wurde, wie erwähnt, Sachs' Jodprobe im ausgedehnten Maße angewandt. Der

Erfinder (Sachs I, pag. 357) hat auf Grund seiner Erfahrung fünf verschiedene Grade von Farbe und Stärkegehalt unterschieden, und bei meinen überaus zahlreichen Versuchen ist diese Farbenskala als sehr geeignet erfunden worden, weshalb ich mich derselben ausschließlich bedient habe. Dieselbe ist:

1 = hellgelb oder ledergelb (keine Stärke im Chlorophyll).
2 = schwärzlich (sehr wenig Stärke im Chlorophyll).
3 = mattschwarz (reichlich Stärke „ „).
4 = kohlschwarz (sehr reichlich Stärke im Chlorophyll).
5 = metallisch glänzend schwarz (Maximum des Stärkegehalts).

In zweifelhaften Fällen ist eine mikroskopische Nachprüfung sehr vorteilhaft und diese wird bedeutend erleichtert, wenn die Blätter mit der von Schimper (II, pag. 739) vorgeschlagenen Lösung von Jod in einem wässerigen Chloralhydrat (8 Chloral auf 5 Wasser) behandelt werden; hierdurch werden sie ganz klar und durchscheinend, und es legen sich keine Schwierigkeiten in den Weg, diese auch bei ganz starker Vergrößerung zu untersuchen; bei den so behandelten Blättern kann man die Verteilung und Größe der Stärkekörner in verschiedenen Teilen der Blätter genau beobachten.

Über 1000 besondere Versuche mit ungefähr 8—9000 Blättern wurden in verschiedenen Teilen der Vegetationsperiode gemacht und lieferten, soweit die Methode dies zu geben imstande ist, ein unerwartetes Bild von der sehr ungleichen Assimilation an verschiedenen Lokalitäten.

Die Schlüsse, welche man bei Anwendung der Jodprobe ziehen kann, leiden aus zwei Gründen an einer Beschränkung. Wie oben hervorgehoben worden ist, sind nicht alle Pflanzenarten in demselben Grade für Stärkebildung geneigt, einige bilden sehr leicht Stärke, andere dagegen weniger leicht. Ein Vergleich der Assimilationsenergie zwischen verschiedenen Arten auf Grund der Stärkeuntersuchungen ist daher als unberechtigt zu betrachten, wenigstens erfordern derartige Schlüsse große Vorsicht; indessen tut diese Methode gute Dienste, wenn man nur dieselbe Art unter verschiedenen äußeren Bedingungen untersuchen will. Eine weitere Einschränkung erleidet diese Methode dadurch, daß man nur den Überschuß der Assimilaten mit Hinsicht auf das stetige Abführen derselben bestimmt, denn solange sich eine Pflanze in Entwickelung befindet, werden, wenn die Temperatur nicht zu niedrig ist, ohne Unterbrechung lösliche Kohlenhydrate aus den Blättern abgeführt. Die Jodprobe liefert daher kein direktes Maß für die während des Tages gebildeten Assimilaten, beleuchtet aber in ganz eminenter Weise die Nahrungsbedingungen der untersuchten Pflanze. Wenn wir z. B. finden, daß eine Art auf gut belichteten Standorten reichlich Stärke bildet, an von Bäumen und Sträuchern stark beschatteten keine oder nur sehr wenig, so können wir daraus schließen, daß im ersten Falle genügend viele Assimilaten entstehen, um den abführenden

Strom zu übertreffen und für die Nachtstunden einen Überschuß zu liefern; im zweiten Falle, wenn die Pflanze noch der Entwickelung fähig ist, übertrifft höchstens die Neubildung der Assimilaten die Abfuhr derselben und den Verbrauch bei der Atmung mit einem Konzentrationsmaß, das für Stärkebildung noch nicht groß genug ist.

Zur Bestimmung der Menge der löslichen Kohlenhydrate wurde Fehling's Gemisch angewendet, da aber diese Methode sehr zeitraubend ist und die Zuckerpflanzen, was die Artenzahl betrifft, in der Vegetation der Laubwiesen sehr zurücktreten, so ist dieselbe nur in beschränktem Maße angewendet worden. Es befinden sich nämlich unter den von mir untersuchten Arten bloß vier, die in der Natur stets nur lösliche Kohlenhydrate in den Assimilationszellen aufspeichern und nie zur Abscheidung von Stärke in den Chloroplasten kommen, nämlich *Allium ursinum*, *Polygonatum officinale* und *Pol. multiflorum*, *Milium effusum*; die andern bilden alle mehr oder minder gern Stärke.

Eine wirklich exakte Darstellung der Assimilationsenergie der Pflanzen an verschiedenen, natürlichen Standorten ist wohl mit den jetzt bekannten, physiologischen Methoden so gut wie unmöglich. Es sollte sich dies sicherlich am besten durch eine Untersuchung des Gaswechsels bei der Assimilation ausführen lassen, aber mit den jetzt gebräuchlichen Apparaten stößt eine derartige Untersuchung auf fast unüberwindliche Schwierigkeiten. Zwecks Lösung einiger Fragen ist aber doch eine eudiometrische Untersuchung der Assimilationsfähigkeit vorgenommen worden, wie am Schluß dieses Kapitels dargetan wird.

Bei den meisten untersuchten Standorten wurde der Lichtgenuß der Pflanzen mittels der Wiesner'schen Methode bestimmt. Wie im vorigen Kapitel gezeigt worden ist, läßt diese Methode, trotz des Messens nur bestimmter Wellenlängen, ein Schätzen der bei der Assimilation wirksamsten Strahlen zu. Die Methode ist jedoch in ihrer jetzigen Form bloß in beschränktem Sinne anwendbar; beim Schätzen der Assimilationsbedingungen ist es nämlich nicht genug damit, daß man an einzelnen Tagesstunden den relativen Lichtgenuß bestimmt, sondern man muß auch die relative Lichtsumme feststellen. Dies wäre vielleicht möglich durch fortwährende Bestimmungen der Lichtintensitäten vom frühen Morgen an bis zum späten Abend, da aber derartige zeitraubende Untersuchungen doch noch immerhin mit einem gewissen Fehler verbunden sein würden, so habe ich davon Abstand genommen. Ich habe mich damit begnügt, durch Lichtbestimmungen am Mittag und an den wichtigsten Standorten auch am Vor- und Nachmittag die untersuchten Pflanzenvereine zu charakterisieren; tatsächlich hat es sich in den allermeisten Fällen herausgestellt, daß die Stärkebildung in derselben Richtung variiert wie der relative Lichtgenuß, nach der Wiesner'schen Methode bestimmt.

Inbezug auf den Lichtgenuß der Pflanzen gibt es in den Laubwiesen drei verschiedene Typen von Standorten, nämlich

1. die offenen Wiesen, die den ganzen Sommer hindurch das gesamte Tageslicht fast oder völlig vollständig genießen; 2. die Bestände aus Laubbäumen, wo im Frühling das Licht ziemlich ungehindert Zutritt hat, wo aber im Sommer der Schatten mehr oder minder stark wird und 3. die Bestände aus Nadelhölzern mit immergrünen Blättern, wo das Licht stets abgeschwächt ist.

Wie im vorigen Kapitel geschildert, erreicht der Lichtgenuß in den noch unbelaubten Hasel- und Eschenhainen ziemlich hohe Werte, wenn auch die Pflanzen da nicht das volle Tageslicht genießen. Am 13 Juni 1902 wurde eine ganze Reihe Pflanzen eingesammelt, um deren Assimilationstätigkeit zu untersuchen. Es war ein schöner, ziemlich warmer Frühlingstag, 14° um 2 Uhr. Die Pflanzen wurden teils auf den offenen Wiesen, teils in den unbelaubten Hasel- und Eschenhainen eingesammelt. Folgende Ergebnisse wurden erhalten, wobei der Stärkegehalt der Blätter nach der vorhererwähnten Skala geschätzt worden ist.

	Wiese	Haselhain	Eschenhain		Wiese	Haselhain	Eschenhain
Achillea millefolium	4	4	—	*Hypochaeris maculata*	4	—	—
Actaea spicata	5	4—5	5	*Laserpitium latifolium*	1—2	—	—
Adoxa moschatellina	3—4	3—4	—	*Lonicera xylosteum*	4—5	4—5	4—5
Anemone hepatica	4	4—5	5	*Majanthemum bifolium*	1—2	2	—
„ *nemorosa*	4—5	4—5	4—5	*Melandrium rubrum*	4	4	4—5
Anthriscus silvestris	4	3—4	4	*Melica nutans*	—	—	3
Arenaria trinervia	—	5	—	*Mercurialis perennis*	2—3	2	3—4
Cirsium heterophyllum	4	—	—	*Myrtillus nigra*	4	3—4	—
Convallaria majalis	2	2	3	*Origanum vulgare*	—	—	4
Corydalis intermedia	—	4	—	*Paris quadrifolia*	1—2	2	2
Dactylis glomerata	—	—	3—4	*Poa nemoralis*	—	—	3
Daphne mezereum	2—3	2—3	—	*Primula farinosa*	4—5	—	—
Dentaria bulbifera	5	5	—	„ *officinalis*	4	—	4
Deschampsia caespitosa	4	—	—	*Prunus padus*	5	5	5
Fragaria vesca	5	5	5	*Ranunculus auricomus*	—	3	—
Geranium robertianum	—	—	5	„ *cassubicus*	—	—	5
„ *sanguineum*	4—5	—	—	„ *ficaria*	4	4	—
„ *silvaticum*	4—5	4—5	4—5	*Ribes alpinum*	5	5	5
Geum rivale	4	4	—	*Rubus saxatilis*	4	4	—
„ *urbanum*	—	—	5	*Rumex acetosa*	4—5	—	4—5
Glechoma hederacea	—	—	4	*Sesleria coerulea*	4	—	—
Heracleum sibiricum	—	—	4	*Veronica chamaedrys*	5	5	—
Hypericum quadrangulum	4	—	—	*Viburnum opulus*	4—5	—	4—5
				Viola hirta	4	—	—

Aus diesen Beobachtungen geht sehr deutlich hervor, daß im Frühling, so lange die Laubbäume noch kahl sind, die im Schatten wachsenden Gräser, Kräuter und Stauden sehr lebhaft assimilieren und große Mengen von Stärke in den Assimilationszellen aufspeichern. Die Vegetation befindet sich da in sehr reger Wirksamkeit, sowohl auf den sonnenoffenen Wiesen als auch in den noch unbelaubten Strauch- und Baumbeständen. Vollkommen übereinstimmende Resultate lieferten ähnliche Unter-

suchungen am 13. Juni 1900, einem schönen, warmen Frühlingstage mit heiterem, fast wolkenlosem Himmel, Temp. am Mittag 14°. Nur unter den Haselsträuchern, deren Blätter schon entwickelt, aber noch sehr klein waren, wurden diesmal die zu prüfenden Objekte eingesammelt. Folgende Pflanzen wurden untersucht:

Actaea spicata 4—5.
Adoxa moschatellina 4—5.
Anemone hepatica 4—5.
„ *nemorosa* 4.
Convallaria majalis 2—3.
Dentaria bulbifera 5.
Geranium silvaticum 4—5.
Laserpitium latifolium 1—2.
Mercurialis perennis 4—5.
Polystichum filix mas 4—5.
Primula officinalis 4.
Rubus saxatilis 4—5.
Ribes alpinum 5.
Solidago virgaurea 4.
Spiraea ulmaria 5.
Trientalis europaea 4.

Das Schätzen des Stärkegehalts der Blätter mittels Sachs' Jodprobe ist natürlich nicht vollständig exakt, es können trotz der gleichen Farben kleine Unterschiede existieren; z. B. inbezug auf die Größe der Stärkekörner. Eine genauere Untersuchung mit dem Mikroskop ist daher in vielen Fällen ratsam und auch dann, wenn die Blätter mittels Chloralhydrats durchscheinend gemacht sind, ganz leicht auszuführen. Bei einer derartigen mikroskopischen Nachprüfung von den am 13. Juni 1900 und 1902 eingesammelten Blättern hat es sich gezeigt, daß im allgemeinen der Stärkereichtum der besonnten Blätter etwas größer ist als der Gehalt der beschatteten, z. B. bei *Geranium silvaticum*, *Spiraea ulmaria*, *Solidago virgaurea*, *Anthriscus silvestris*, ja sogar bei *Daphne mezereum*, *Anemone nemorosa* und *Actaea spicata*. Nur sehr wenige Schattenblätter wiesen einen größeren Stärkegehalt als respektive Sonnenblätter auf und zwar bei drei *Convallariaceen*, nämlich *Paris quadrifolia*, *Majanthemum bifolium* und *Convallaria majalis*.

Die Entwickelung des Laubes an den Bäumen und Sträuchern und der dadurch sinkende Lichtgenuß der Pflanzen verursacht sehr bedeutende Veränderungen in der Ernährungsarbeit der im Schatten wachsenden Pflanzen. Wie tiefgreifend diese Veränderungen sind, läßt sich am besten durch die Erscheinungen bei einigen ausgeprägten Schattenpflanzen illustrieren.

Dentaria bulbifera.

13./6. 1900. Die Blätter des Haselstrauches sehr klein, Himmel unbewölkt. Temp. am Mittag 14°.

Sonnenoffener Standort — 5.
Unter den Haselsträuchern — 5.

25./6. 1900. Die Zweige des Haselstrauches noch nicht völlig belaubt, die Blätter zwar groß, aber noch nicht völlig entwickelt. Temp. um 2 Uhr nachm. 16°, um 9 Uhr abends 9°6. Heiter.

Sonnenoffener Standort — 5.
Unter den Haselsträuchern — 3.

12./6. 1901. Die Blätter des Haselstrauchs schon ziemlich groß, die Belaubung bei weitem noch nicht vollständig. Temp. um 2 Uhr 12°4, um 9 Uhr 9°5. Am Mittag etwas bewölkt, am Nachmittag heiter.

Sonnenoffener Standort — 5.
Unter den Haselsträuchern — 3—4.

15./6. 1901. Die Belaubung des Haselstrauches etwas mehr entwickelt. Temp. um 2 Uhr 14°1, um 9 Uhr 9°0. Heiteres Wetter den ganzen Tag.

Sonnenoffener Standort — 5.
Unter den Haselsträuchern — 3.

19. 6. 1901. Die Blätter des Haselstrauches noch mehr entwickelt, die Belaubung jedoch nicht vollständig. Temp. um 2 Uhr 13°7, um 9 Uhr 10°7. Den ganzen Tag bewölkter Himmel, am Vormittag schwacher Regen.

Sonnenoffener Standort — 5.
Unter den Haselsträuchern — 1.

29. 6. 1901. Die Haselsträucher völlig belaubt. Temp. um 2 Uhr 16°3. Den ganzen Tag heiterer Himmel.

Sonnenoffener Standort — 4—5.
Unter den Haselsträuchern — 1, nur in den äußersten Spitzen der Blattlappen ein wenig Stärke.

Actaea spicata.

13./6. 1900. Siehe oben.
Sonnenoffener Standort — 5.
Unter den Haselsträuchern — 4—5.

25. 6. 1900. Siehe oben.
Sonnenoffener Standort — 5.
Unter den Haselsträuchern — 4.

2. 7. 1900. Die Haselsträucher beinahe vollständig belaubt. Temp. 2 Uhr 17°3, um 9.30 Uhr 15°0. Den ganzen Tag heiterer Himmel.

Sonnenoffener Standort — 5.

Unter den Haselsträuchern: In den lichteren Teilen des Bestandes 3, an solchen mit tieferem Schatten 1—2; die Nerven mit ihren Stärkescheiden erscheinen wie schwarzblaue Adern auf dem bleichen Untergrunde, dieselben Individuen wurden am 13./6. untersucht und die Blätter hatten da beinahe das Maximum des Stärkegehalts erreicht.

15. 8. 1900. Haselsträucher völlig belaubt. Temp. um 2 Uhr 21°4, um 9 Uhr 16°3. Den ganzen Tag klarer Himmel.

Sonnenoffener Standort — 5.
Unter den Haselsträuchern: Nur die Stärkescheiden um die Leitbündel führen Stärke, das Mesophyll ist stärkefrei.

2. 7. 1901. Die Haselsträucher sind völlig belaubt. Temp. um 2 Uhr 17°8, um 9 h 10 m 12°2. Der Himmel den ganzen Tag heiter.

Sonnenoffene Laubwiesen, die Individuen den größten Teil des Tages von der Sonne bestrahlt. Mesophyll sehr reich an Stärke — 5, hier und da kleine, kreisrunde Partien, wo sich keine Stärke gebildet hat und in deren Mittelpartien braune, von der Sonne verbrannte Flecke vorkommen.

Unter den Haselsträuchern: In den lichteren Teilen ein Gehalt = 3, Nerven schwarzblau. Dichtere Partien des Bestandes: Das Mesophyll ganz bleich mit sehr wenig Stärke = 2, schwarzblaue Adern.

28. 7. 1899. Um 2 Uhr 17°5, um 9 Uhr 12°1. Um 8 Uhr vormittags war der Himmel bewölkt, mittags und nachmittags heiter.

Unter den Haselsträuchern: keine Stärke oder nur sehr wenig im Mesophyll, die Nerven treten als schwarzblaue Adern hervor.

21./8. 1899. Um 2 Uhr 15°2, um 10 Uhr 11°5. Morgens bewölkt, sonst den ganzen Tag klar. Stärkegehalt der Blätter = 28./7. 1899.

Daphne mezereum.

25./6. 1900. Siehe oben.
Sonnenoffener Standort — 2—3.
Unter den Haselsträuchern — 2.

29. 6. 1901. Siehe oben.
Sonnenoffener Standort — 3.
Unter den Haselsträuchern — 1.

2./7. 1901. Siehe oben.
Sonnenoffener Standort — 3—5.
Unter den Haselsträuchern — 1.

Mit der Entwickelung des Laubes der Haselsträucher tritt also sogar bei ziemlich ausgeprägten Schattenpflanzen eine bedeutende Herabsetzung der Assimilation ein. Individuen, die im Frühling ganz erhebliche Mengen von Stärke in den Assimilationszellen aufspeicherten, bilden nun sehr wenig oder gar keine. Sehr bedeutend sind ja auch die Veränderungen im Lichtgenuß, die sich nun vollzogen haben; im Frühling betrug der Lichtgenuß einen ganz hohen Wert, nämlich im Durchschnitt $\frac{1}{1,7}$ zwischen den Haselsträuchern und unter denselben wechselte er von $\frac{1}{2}-\frac{1}{3}$, das direkte Sonnenlicht tritt da reichlich hinein, von den unbelaubten Stämmen und Zweigen kaum gehindert. Wenn dagegen die Belaubung völlig entwickelt ist, spielen bloß kleine bleiche Sonnenflecke hin und wieder über den Boden, das diffuse Licht ist ganz überwiegend und dieses ist noch dazu bedeutend abgeschwächt. Der Lichtgenuß der Pflanzen zur Mittagszeit beträgt nun bloß $\frac{1}{17}-\frac{1}{18}$, ja sogar nur $\frac{1}{20}$, von dem, was sie im Frühling empfangen haben; an den lichtesten Stellen des Haselhains ist der Lichtgenuß $\frac{1}{27}-\frac{1}{33}$ vom gesamten Tageslichte, an den am meisten beschatteten $\frac{1}{60}-\frac{1}{65}$. In den Eschenhainen sind die Veränderungen auch ganz bedeutend, wenn auch nicht so ausgeprägt, wie in den Haselhainen, die Entwickelung des Laubes bedeutet hier eine Herabsetzung des Lichtgenusses zu $\frac{1}{10}$ des Frühlingslichtes.

Diese Veränderungen im Lichtgenuß greifen bei den meisten Pflanzen mächtig in ihre Ernährungsarbeit ein und eine Untersuchung mittels der Jodprobe über die Assimilationsintensität liefert nun ein ganz anderes Ergebnis als im Frühling.

Zuerst werden hier einige Beobachtungen vom 2. Juli 1900 angeführt, die Haselsträucher waren erst seit kurzem belaubt, die Esche hatte gewiß schon entfaltete Blätter, dieselben waren aber noch nicht überall völlig entwickelt. In den Haselhainen wurden die Blätter in den am meisten geschlossenen Teilen gesammelt, wo am 13. Juni eine sehr lebhafte Assimilation wahrgenommen worden war. Temp. um 2 Uhr 17°3, um 9 Uhr 30 M. 15°0, der Himmel den ganzen Tag heiter.

Unter den Haselsträuchern:

Actaea spicata 2.
Anemone hepatica 3—4.
Convallaria majalis 3.
Daphne mezereum 1.
Geranium silvaticum 2.
Geum rivale 1—2.
Laserpitium latifolium 1.
Lonicera xylosteum 2.
Myrtillus nigra 1.
Mercurialis perennis 2.
Polystichum filix mas 2—3.
Primula officinalis 2.
Ribes alpinum 3.
Rubus saxatilis 2.
Solidago virgaurea 1—2.
Spiraea ulmaria 2—3.
Trientalis europaea 4.
Veronica chamaedrys 1—2.

Unter den Eschen:

Actaea spicata 2—4.
Anemone hepatica 4.
Anthriscus silvestris 2—3.
Heracleum sibiricum 2.
Mercurialis perennis 3.
Primula officinalis 1.
Prunus padus 3.
Ranunculus cassubicus 3.
Sorbus aucuparia 3.
Stachys silvatica 3—4.

Noch mehr interessant in dieser Hinsicht sind einige Beobachtungen, auf Lidö am 12 Juli 1900 gemacht. Hier wurde am Einsammlungstag sowohl das gesamte Tageslicht als auch der relative Lichtgenuß an verschiedenen Standorten bestimmt. Temp. um 2 Uhr $25^{0}2$, um 9 Uhr $13^{0}1$, der Himmel den ganzen Tag heiter, um 11 h 30 m. war die Lichtintensität auf dem freien Felde 1,009.

Nr. I. Zwischen den großen Haselsträuchern unter dem Laubdache ihrer Zweige und Äste. Bodenvegetation ziemlich reich und geschlossen. Rel. Lichtgenuß $\frac{1}{23} - \frac{1}{28}$.

Alchemilla vulgaris 4.
Anemone hepatica 4.
Campanula persicaefolia 2.
Convallaria majalis 3—4.
Geranium silvaticum 2.
Geum rivale 2—3.
Laserpitium latifolium 1.
Oxalis acetosella 5.
Primula officinalis 2.
Ranunculus auricomus 1.
Veronica chamaedrys 2.
Viola riviniana 2.

Nr. II. Bodenvegetation mehr spärlich, nicht geschlossen. Blätter und vermodernde Zweige bedecken den Boden, relativer Lichtgenuß $\frac{1}{32} - \frac{1}{35}$.

Anemone hepatica 4.
„ *nemorosa* 1.
Anthriscus silvestris 2.
Campanula trachelium 2—3.
Geranium silvaticum 2.
Melampyrum nemorosum 2.
„ *silvaticum* 2—3.
Paris quadrifolia 2.
Poa nemoralis 1.
Veronica chamaedrys 2.

Nr. III. Bodenbedeckung aus modernden Blättern, Zweigen, etc. Sehr spärliche Kräuter. Rel. Lichtgenuß $\frac{1}{51}$.

Anemone hepatica 2.
„ *nemorosa* 1.
Majanthemum bifolium 1.

Nr. IV. Bodenbedeckung aus moderigen Blättern und Zweigen. Rel. Lichtgenuß $\frac{1}{59}$.

Melampyrum silvaticum 1.
Veronica chamaedrys 1.

Obenstehende Beobachtungen wurden auch bestätigt durch eine Reihe von Untersuchungen im Juli und Aug. Einige von meinen Serien werden hier mitgeteilt.

28. Juli 1899. Haselhain. Rel. Lichtgenuß $\frac{1}{35} - \frac{1}{40}$. Temp. um 2 Uhr $17^{0}5$, um 9 Uhr $12^{0}1$. Maximum 20^{0}. Morgen bewölkt, Mittag und Nachmittag heiter.

Actaea spicata 1—2.
Anemone hepatica 1.
Daphne mezereum 1.
Geranium silvaticum 2.
Geum rivale 1—2.
Laserpitium latifolium 1.
Primula officinalis 1.
Rubus saxatilis 1.
Spiraea ulmaria 2—3.

21. Aug. 1899. Haselhain. Temp. um 2 Uhr $15^{0}2$, um 9 Uhr $11^{0}5$. Maximum 15^{0}. Morgen bewölkt. Mittag und Nachmittag heiter.

Actaea spicata 1—2.
Anemone hepatica 2—3.
Convallaria majalis 3—4.
Geranium silvaticum 1—2.
Laserpitium latifolium 1.
Lonicera xylosteum 1.
Myrtillus nigra 1.
Majanthemum bifolium 1.
Polystichum filix mas. 2.
Prunus padus 1—2.
Solidago virgaurea 1—2.
Veronica chamaedrys 1.

15. Aug. 1900. Eschenhain. Rel. Lichtgenuß $\frac{1}{14}$ — $\frac{1}{18}$. Temp. um 2 Uhr 21°4, um 9 Uhr 16°3. Der Himmel den ganzen Tag heiter.

Actaea spicata 2—3.
Anemone hepatica 2—3.
Convallaria majalis 4.
Berberis vulgaris 2.
Fraxinus excelsior 2—4.
Geranium robertianum 2—3.
„ *silvaticum* 2.
Lonicera xylosteum 2—3.
Polystichum spinulosum 3.
Prunus padus 2.
Ribes alpinum 2—3.
Rosa sp. 2—3.
Rubus saxatilis 2—3.
Sorbus aucuparia 1—2.
Spiraea ulmaria 2—3.
Stachys silvatica 2—3.

Es würde zu weit führen, wollte ich alle meine Beobachtungen auf Skabbholmen mitteilen. Ganz übereinstimmende Resultate haben die Untersuchungen inbezug auf die aus Erlen, Eschen, Wacholder, Traubenkirsche, *Viburnum opulus*, *Rhamnus frangula* u. a. bestehenden Baumgruppen geliefert; in deren Inneren kann der relative Lichtgenuß auf einen ziemlich niederen Wert, $\frac{1}{30}$, herabsinken.

Diese in vielen Hinsichten unerwarteten Ergebnisse erhalten durch die Beobachtungen, die von mir in der früher erwähnten Laubwiese bei Ström im Kirchspiel Österåker gemacht worden sind, eine gute Bestätigung. Daß sie nicht bloß ein Zufall sind, sondern in der Tat einen ziemlich allgemeingültigen Ausdruck für den Kampf um Licht und Nahrung, den die Pflanzen in unseren Laubwiesen miteinander führen, darstellen, ist ersichtlich.

Am Abend des 27. 6. 1903, an einem schönen, warmen Sommertag mit heiterem Himmel, wurden viele Pflanzen eingesammelt, teils in den lichtoffenen, teils in den mehr geschlossenen Teilen. Der Lichtgenuß der Pflanzen an den geschlossenen Plätzen ist ziemlich niedrig und dürfte nach einigen Messungen den Verhältnissen in den dichteren Gruppen auf Skabbholmen nahekommen. Die Untersuchung über den Stärkegehalt der Blätter ergab folgendes Resultat.

	Lichtoffene Wiesen.	Geschlossene Bestände.
Actaea spicata	—	2
Aegopodium podagraria	5	2
Anemone hepatica	—	3
„ *nemorosa*	—	1
Asplenium filix femina	5	2—3
Campanula latifolia	4	1
Anthriscus silvestris	3—5	1—2
Corylus avellana	4—5	1—2
Dentaria bulbifera	—	1—2
Geranium silvaticum	4—5	2—3
Geum rivale	5	1—2
Lathyrus pratensis	5	1—2

	Lichtoffene Wiesen.	Geschlossene Bestände.
Orobus vernus	5	2—3
Polystichum filix mas.	5	2
Pulmonaria officinalis	—	1—2
Spiraea ulmaria	5	2

Am 12. Juli 1903 wurden daselbst wieder einige Pflanzen gesammelt. Schöner, warmer Sommertag mit heiterem Himmel. Diesmal wurden nur Proben in den Strauchgruppen berücksichtigt.

Actaea spicata 2.
Aegopodium podagraria 2.
Anemone hepatica 2—3.
Corylus avellana 1.
Dentaria bulbifera 1—2.
Fragaria vesca 3.
Geranium silvaticum 2.
Geum rivale 1—2.
Majanthemum bifolium 1.
Orobus tuberosus 1—2.
„ *vernus* 2.
Paris quadrifolia 1.
Pulmonaria officinalis 1.
Solidago virgaurea 2—3.
Sorbus aucuparia 2.
Vicia sepium 2.
Viola riviniana 2.

Ganz ähnliche Ergebnisse lieferten einige Untersuchungen, die Ende Mai und Anfang Juni 1903 in den Buchenwäldern bei Hvalsö, Dänemark, als diese sich erst kürzlich belaubt hatten, gemacht worden sind. *Primula elatior*, *Veronica chamaedrys*, *Vicia sepium*, *Actaea spicata*, die an sonnenoffenen Standorten sehr reichlich (4—5) Stärke gebildet hatten, waren im Schatten der noch lichtgrünen Buchen schon völlig oder beinahe völlig stärkefrei. *Asperula odorata*, diese ausgezeichnete Buchenwaldpflanze zeigte auch im Vergleich mit den Individuen von sonnenoffenen Standorten eine weitgehende Depression in der Assimilationsintensität. An stärker beschatteten Plätzen waren die Exemplare zwar beinahe stärkefrei, die von besser beleuchteten und humusreichen Standorten aber zeigten einen sehr hohen Stärkegehalt.

Zum Verständnis der Bedeutung des stärkeren Frühlingslichtes für die Vegetation der Hasel- und Eschenhaine liefern die immer belaubten Fichten- und Wacholderbestände mit ihrem beständigen Schatten gute Beiträge. Unter den Fichten, die in den stärker beweideten Laubwiesen gern gruppenweise emporsprossen, verschwinden allmählich die meisten Kräuter und Gräser, die den Schmuck der Laubwiesen ausmachten. Von den abfallenden Nadeln wird eine ziemlich hohe Schicht vermodernder Pflanzenreste gebildet, die von zahllosen Mycelfäden dicht umsponnen und ganz fest miteinander verwebt werden und zur Bildung von einem mullartigen Torf Anlaß geben. Aus der Nadeldecke des Bodens schießen nur spärliche Pflanzen empor, die so gut wie ohne Ausnahme steril bleiben. Als Reste der früheren Vegetation findet man *Dentaria bulbifera*, *Anemone nemorosa*, *Solidago virgaurea*, *Rubus saxatilis*, *Lonicera xylosteum*, *Prunus padus*, *Convallaria majalis* u. n. a., hier und da kommen einige kleinere Rasenplätze von *Deschampsia flexuosa* vor, Moose aber fehlen gänzlich. Die Blätter der erwähnten Pflanzen sind besonders dünn und weich und haben eine blaßgrüne Farbe, sie erreichen gleichwohl ihre normale Größe, ja, die Spreiten werden

zuweilen breiter und länger, als sie bei den Formen derselben Art auf sonnenoffenen Standorten sind. Der Lichtgenuß wechselt ganz bedeutend; in älteren Beständen, wo schon ein Absterben der unteren Zweige begonnen hat, beträgt er $\frac{1}{24}-\frac{1}{27}$ in dichteren sinkt er bis zu $\frac{1}{50}-\frac{1}{60}$, und in sehr dichten, aus ganz jungen Individuen bestehenden Baumbeständen kann der Lichtgenuß sogar nur $\frac{1}{90}$ des gesamten Tageslichtes betragen. Im allgemeinen genießen jedoch die Pflanzen ungefähr dasselbe Licht wie in den dichteren, vollbelaubten Haselbeständen. Folgende Beobachtungen wurden in Fichtenhainen in den Sommern 1900 und 1901 gemacht.

52. Juni 1900. Temp. um 2 Uhr 16°0, um 9 Uhr 9°6. Der Tag heiter bis fast heiter. In ziemlich tiefem Schatten einer Fichte.

Dentaria bulbifera 2.
Anemone nemorosa 1.
Rubus saxatilis 1

29. Juni 1900. Temp. 2 Uhr 19°3, um 9 Uhr 15°0. Heiter.

Anemone nemorosa 1.
Convallaria majalis 3.
Dentaria bulbifera 2—3.
Luzula pilosa 2—3.
Solidago virgaurea 2.
Trientalis europaea 3—4.

Die Untersuchungsobjekte wurden diesmal in verschiedenen Fichtenbeständen gesammelt.

29. Juni 1901. Temp. 2 Uhr 16°3, um 11 Uhr n. M. 11°0. Maximum 17°0.

Nr. I. Bestand aus jungen Fichten, die dicht nebeneinander in einem Espenhain emporschießen. Der Boden ohne jede Moosvegetation bedeckt mit Nadeln und verfaulenden Espenblättern. Die jungen Bäume mit vielen toten, noch zurückbleibenden Zweigen behaftet. *Ribes alpinum* absterbend, alle Kräuter steril, die Blätter des Maiglöckchens haben ihre normale Größe nicht erreicht, sondern sind bedeutend kürzer und schmäler als gewöhnlich, im allgemeinen ist bloß ein einziges Blatt von jedem Wurzelstocksproß entwickelt. Relativer Lichtgenuß, $\frac{1}{90}$ (?).

Anemone nemorosa 1.
Convallaria majalis 1.
Dentaria bulbifera 1—2.
Myrtillus nigra 1—2.
Ribes alpinum 1—2.

Nr. II. Fichtenbestand von gleicher Beschaffenheit. Die Bäume etwas älter, *Ribes alpinum* absterbend. Relativer Lichtgenuß, $\frac{1}{90}$.

Ribes alpinum 1.

Nr. III. Fichtenbestand aus älteren bis 30jährigen Bäumen bestehend, in einem Espenhain emporgewachsen. Der Boden ist ohne Moosvegetation und mit Nadeln sowie verwesenden Blättern bedeckt. Spärliche, nur sterile Kräuter. Von den Sträuchern *Ribes alpinum* und *Lonicera xylosteum* sind große Zweigsysteme abgestorben. *Dentaria bulbifera* ist steril, gewöhnlich sind aus den Wurzelstöcken nur einige einzelne, sehr breite Blätter entwickelt. Relativer Lichtgenuß, inmitten des Bestandes $=\frac{1}{47}$, zwischen den Bäumen, wo *Ribes alpinum* und *Lonicera xylosteum* reichlich belaubte Zweige entwickelt haben, $\frac{1}{22}$.

Anemone nemorosa 1.

Convallaria majalis, in kleineren Blättern 2—3, in größeren 3—4.
Dentaria bulbifera, Wurzelblätter 2, Stengelblätter 3.

Lonicera xylosteum 3.
Ribes alpinum 1—2.
Solidago virgaurea 3.

Nr. IV. Fichtenbestand aus größeren, älteren, ganz stattlichen Bäumen, der Boden ohne jede Moosvegetation, bloß von verwesenden, mit Mycelfäden verbundenen Nadeln bedeckt. Sterile Kräuter sehr spärlich. Relativer Lichtgenuß inmitten des Bestandes $\frac{1}{23}$, am Rande, wo die Vegetation etwas reicher ist, $\frac{1}{17}$.

Actaea spicata 2—3.
Convallaria majalis 3.
Dentaria bulbifera 2.
Hypericum quadrangulum 1.
Rubus saxatilis 3.
Solidago virgaurea 2.
Veronica chamaedrys 3.
Viola riviniana 3.

Nr. V. Fichtenbestand aus größeren, älteren Bäumen. Bodendecke wie in den vorigen Beständen. Auf den Zweigen und Stämmen eine reichliche Flechtenvegetation aus *Parmelia physodes*, *P. saxatilis*, *Ramalina calicaris* δ *farinacea*, *Evernia prunastri*, *Pertusaria sp.* u. m. a. Die Sprosse von *Sorbus aucuparia* und *Lonicera xylosteum* sehr schwach. Relativer Lichtgenuß $\frac{1}{19}$.

Anemone nemorosa 1.
Lonicera xylosteum 2—3.
Ribes alpinum 3—4.
Rubus saxatilis 2.
Sorbus aucuparia 2.

Nr. VI. Fichtenbestand aus größeren, älteren Bäumen. Der Boden bedeckt mit Nadeln und Zapfen. In den mittleren Teilen des Bestandes eine ziemlich reiche Flechtenvegetation, außer den Arten des vorigen Bestandes noch *Parmelia olivacea*, *Usnea barbata*, *Alectoria jubata* α *prolixa*. In einem Teil, wo das Licht so schwach war, daß es mit der Wiesnerschen Methode nicht gut bestimmt werden konnte, fehlte infolge des Lichtmangels jede Flechtenvegetation. Relativer Lichtgenuß inmitten des Bestandes $\frac{1}{33}$.

Anemone hepatica 2.
„ *nemorosa* 1.
Melampyrum pratense 1.
Luzula pilosa 1—3.
Pimpinella saxifraga 1.
Prunus padus 1—2.
Ribes alpinum 2—3.
Rubus saxatilis 2—3.

Nr. VII. Fichtenbestand aus 20jährigen Bäumen, in einem Haselhain emporgewachsen, noch finden sich einige tote Haselzweige vor. Bodendecke aus Nadeln und Zapfen, auf den gröberen Wurzeln auch Moos. Ziemlich reiche, aber sterile Krautvegetation. Lichtgenuß nicht bestimmt.

Actaea spicata 2—3.
Anemone nemorosa 1.
Convallaria majalis 3—4.
Daphne mezereum 1.
Myrtillus nigra 1—2.
Paris quadrifolia 1—2.
Polystichum spinulosum 2—3.
Ribes alpinum 2—3.
Solidago virgaurea 2.
Trientalis europaea 4.

Aus diesen Beobachtungen geht mit Bestimmtheit hervor, daß infolge des nicht unbeträchtlichen Lichtgenusses in den Fichtenbeständen eine Stärkebildung eintreten kann, die vollkommen ebenso reichlich ist, wie in den Haselbeständen, wenn diese völlig belaubt sind. Die Vergleichsobjekte, die während des Versuches in den Haselhainen eingesammelt worden sind, zeigten bisweilen sogar einen geringeren Stärkegehalt.

Was nun die Wacholderbestände anbetrifft, die in den Laubwiesen, besonders auf Skabbholmen, eine nicht unwichtige

Rolle spielen, so finden wir hier ähnliche Verhältnisse, wie in den Fichtenbeständen wieder, hier ist die Vegetation die ganze Vegetationsperiode hindurch mehr oder minder beschattet, die Abschwächung des Lichtes aber geht nicht so weit wie in jenen Pflanzenformationen. Die über die Stärkebildung gemachten, nicht besonders zahlreichen Beobachtungen zeigen einen mit sinkender Lichtintensität abnehmenden Stärkegehalt, da aber die Beschattung in diesen Beständen nicht besonders weit geht — nur bis zu $\frac{1}{17}$ — $\frac{1}{27}$ des gesamten Tageslichtes — und das Licht infolge der sehr unregelmäßigen Verzweigung des Wachholders sehr wechselt, so geht die Herabsetzung in der Assimilationstätigkeit nicht so weit wie in jenen. Bei *Geranium sanguineum*, *Rubus idaeus* und einigen anderen ist eine Abschwächung bis zum vollständigen Fehlen der Stärke wahrgenommen worden, und viele andere, wie *Silene nutans*, *Veronica chamaedrys*, *Galium boreale*, *Ribes alpinum*, *Campanula rotundifolia*, haben deutlich im Vergleich mit den Individuen der sonnenoffenen Standorte schwächere Nahrungsbedingungen gezeigt.

Ein ganz anderes Bild von Stoffbildung und Ernährungsarbeit geben die Pflanzen ab, die die sonnenoffenen Wiesen zusammensetzen oder am Rande der Bestände wachsen. Es gibt, wie oft erwähnt, eine sehr ungleiche Neigung zur Stärkebildung und viele Pflanzen, die hierfür einen hohen osmotischen Druck in den Zellen erfordern, sind auch unter so guten Assimilationsbedingungen, wie die sonnenoffenen Wiesen darbieten, mehr oder weniger stärkearm und erreichen nur selten das Maximum des Stärkegehalts. Es ist nicht meine Absicht auf diese Verschiedenheiten jetzt einzugehen, sondern ich begnüge mich damit, eine tabellarische Übersicht über die gewöhnliche Stärkeaufspeicherung am Abend bei den Pflanzen, die von mir in dieser Hinsicht vielfach untersucht worden sind, mitzuteilen.

Achillea millefolium 4—5.
Actaea spicata 4—5.
Adoxa moschatellina 4.
Agrostis vulgaris 4.
Anemone nemorosa 4.
„ *hepatica* 3—4.
Alchemilla vulgaris 4—5.
Arenaria trinervia 5.
Calamagrostis epigejos 3.
Chrysanthemum leucanthemum 4—5.
Clinopodium vulgare 4.
Convallaria majalis 3—4.
Dactylis glomerata 3.
Daphne mezereum 2—4.
Dentaria bulbifera 5.
Deschampsia caespitosa 3.
Epilobium angustifolium 5.
Fragaria vesca 4—5.
Galium boreale 5.
„ *verum* 5.
Geranium sanguineum 5.
„ *silvaticum* 4—5.
Geum rivale 4.
Glechoma hederacea 4.
Heracleum sibiricum 4.
Hieracium sp. 4.
Hypochaeris maculata 4.
Hypericum quadrangulum 4.
Laserpitium latifolium 4—5.
Lathyrus pratensis 4—5.
Luzula pilosa 5.
Majanthemum bifolium 2.
Melandrium rubrum 4.
Mercurialis perennis 3—5.
Myrtillus nigra 4—5.
Origanum vulgare 4—5.
Orobus vernus 4—5.
Plantago lanceolata 4—5.
Polystichum filix mas 5.
„ *spinulosum* 5.
Potentilla erecta 5.
„ *verna* 5.
Primula farinosa 3—5.
„ *officinalis* 4—5

Ranunculus ficaria 4.
Rubus idaeus 5.
„ *saxatilis* 4—5.
Rumex acetosa 4—5.
Sesleria coerulea 2—4.
Solidago virgaurea 4—5.
Spiraea filipendula 5.
„ *ulmaria* 5.
Veronica chamaedrys 4—5.
„ *officinalis* 4—5.
Vicia sepium 4—5.

Dasselbe Resultat haben auch meine Untersuchungen über die Bäume und Sträucher geliefert, am Abend sind die assimilierenden Zellen beinahe strotzend mit Stärke gefüllt.

Die im vorhergehenden geschilderten Ergebnisse können nebst meinen übrigen Beobachtungen über die Assimilationstätigkeit in folgender Weise zusammengestellt werden.

I. Unter den vollbelaubten, stärker geschlossenen Haselsträuchern bilden folgende Pflanzen keine oder nur sehr wenig Stärke.

a) Pflanzen, die unter guten Assimilationsbedingungen für gewöhnlich sehr reichlich Stärke bilden. (Gehalt 4—5).

Achillea millefolium, Arenaria trinervia, Berberis vulgaris, Dentaria bulbifera, Geranium sanguineum, Ger. silvaticum, Geum rivale, Geum urbanum, Hypericum quadrangulum, Laserpitium latifolium, Lathyrus pratensis, Melampyrum nemorosum, Myrtillus nigra, Primula officinalis, Prunus padus, Rubus idaeus, Rubus saxatilis, Solidago virgaurea, Veronica officinalis, Veronica chamaedrys, Vicia sepium.

b) Pflanzen, die nie oder nur selten das Maximum des Stärkegehalts in den Assimilationszellen erreichen, jedoch unter guten Bedingungen nicht unbeträchtlich viel, bisweilen sogar sehr viel Stärke bilden.

Anthriscus silvestris, Campanula latifolia, Camp. persicaefolia, Daphne mezereum, Melica nutans, Poa nemoralis, Pulmonaria officinalis, Ranunculus auricomus, Viola riviniana.

II. In den lichteren Teilen der Bestände $\left(\frac{1}{27}-\frac{1}{33}\right)$ nicht unbeträchtlich viel Stärke aufspeichernd (3—4), in den dichteren $\left(\frac{1}{50}-\frac{1}{65}\right)$ aber nur wenig oder gar keine (1—2).

a) Pflanzen, die unter guten Bedingungen viel Stärke aufspeichern, das Maximum des Stärkegehalts erreichend.

Actaea spicata, Aegopodium podagraria, Anemone hepatica, Asplenium filix femina, Lonicera xylosteum, Melampyrum silvaticum, Orobus vernus, Polystichum filix mas, Pol. spinulosum, Ribes alpinum, Spiraea ulmaria.

b) Pflanzen, die nie oder nur selten das Maximum des Stärkegehalts erreichen, jedoch unter guten Bedingungen viel Stärke bilden.

Convallaria majalis, Mercurialis perennis.

III. Bisher nur ziemlich stärkereich befunden.

Trientalis europaea, Fragaria vesca.

IV. In den vollbelaubten Eschenhainen immer stärkefrei befunden.

Nur solche Arten, die für gewöhnlich wenig Stärke aufspeichern oder das Maximum selten erreichen.

Anthriscus silvestris, *Heracleum sibiricum*, *Melica nutans*, *Poa nemoralis*, *Triticum caninum*.

V. In den Eschenhainen nicht unbedeutend viel Stärke aufspeichernd, jedoch nie das Maximum des Stärkegehalts erreichend.

Die meisten übrigen Pflanzen, welche lieber Stärke bilden.

Bei allen diesen Studien wurde vorausgesetzt, daß unter den ungleichen äußeren Verhältnissen die Neigung zur Stärkebildung bei derselben Art konstant ist. Das Licht spielt bei der Bildung von Stärke aus Zucker keine Rolle (pag. 379). Es wäre indessen nicht unmöglich, wenn es auch sehr unwahrscheinlich klingt, daß infolge der lebhaften Transpiration im Lichte die Stärkebildung da bei einem niedrigeren Zuckergehalt des Blattes stattfindet als im Schatten, und daß also die Schattenblätter zwar wenig Stärke, aber viel Zucker enthalten. Um dies zu untersuchen, wurden aus getrockneten, in Wasserdampf getöteten Blättern Extrakte bereitet, und ihr Zuckergehalt wurde dann, nachdem die löslichen Eiweiß- und Gerbstoffe mit Bleiessig niedergeschlagen worden waren und die Lösung mit Salzsäure invertiert worden war, mittels Fehling's Gemisches bestimmt. Es wurden hierfür Blattportionen von ungefähr 10 g Trockengewicht angewendet. Folgende Ergebnisse wurden erhalten:

	Sonnenoffener Standort:	im Schatten:
Geranium silvaticum	5,5 %	1,6 %
Rubus saxatilis	1,04 %	Spuren.
Anthriscus silvestris	0,80 %	0
Solidago virgaurea	12 %	1,4 %
Primula officinalis	0	0

Es zeigte sich also, daß auch die löslichen Kohlenhydrate an Menge abnehmen, und zwar sehr bedeutend. Die Schattenpflanzen sind auf einen bedeutend geringeren Nahrungskonsum angewiesen als die respektiven Sonnenformen. Will man aber die Bedeutung des großen Überschusses an Kohlenhydraten für die Ökonomie der letzteren verstehen, so muß man auch in Betracht ziehen, inwieweit dieselben die aufgespeicherten Assimilaten in den Nachtstunden verbrauchen können. Inbezug auf unsere Vegetation ist dies früher noch nicht näher untersucht worden, weshalb im Sommer 1903 Material eingesammelt wurde, um diese Frage näher zu studieren. Im Juli wurden an zwei Tagen, im August an drei Tagen abends bei Sonnenuntergang und morgens bei Sonnenaufgang Blätter von Bäumen, Sträuchern, Stauden und Gräsern eingesammelt[1]. Für diese Beobachtungen wurden schöne Sommertage mit ruhigem Wetter und heiterem

[1] Die Untersuchungsobjekte wurden bei Ström im Kirchspiel Österåker von meiner Verlobten eingesammelt.

Himmel ausgewählt. Die Minimaltemperatur in der Nacht im Rasen wurde von einem in einen Laden eingelegten Minimithermometer angegeben. Diese Temperaturen sind zwar oft ziemlich niedrig, aber bekanntlich ist es am Boden in der Nacht bedeutend kühler als 1—2 m höher hinauf. Ein auf gewöhnliche Weise aufgestelltes Thermometer hätte ohne Zweifel bedeutend höhere Temperaturen angegeben.

16./7. Heiter. Weiße Cumuli. Um 2 Uhr nachm. 17° 5. Min. im Rasen 6°.
27./7. Heiter. Um 2 Uhr nachm. 22° 5. Min. 5°.
8./8. Heiter. Um 2 Uhr nachm. 17° 0. Min. 8°.
19./8. Vormittags bewölkt, nachmittags heiter. Um 2 Uhr nachm. 16°. Min. 9°.
25./8. Heiter. Um 2 Uhr nachm. 17° 0. Min. 10°.

Die Beobachtungen finden sich in der nachfolgenden Tabelle zusammengestellt, wobei der Stärkegehalt der Blätter in der üblichen Weise nach Sachs angegeben worden ist.

Tabelle über Stärkegehalt der Blätter morgens und abends nach Beobachtungen im Sommer 1903.

Namen	16./7. bis 17./7.		27./7. bis 28./7.		8./8. bis 9./8.		19./8. bis 20./8.		25./8. bis 26./8.	
	8—9 Nm.	3—4 Vm.	8—9 Nm.	3—4 Vm	8—9 Nm.	3,30 bis 4,30 Vm.	8—9 Nm.	4—5 Vm.	7—8 Nm,	4—5 Vm.
Acer platanoides	4—5	4—5	4—5	4—5	4	3	5	3	4—5	4—5[1]
Alnus glutinosa	5	3—4	5	3—4	5	4	4—5	3	5	3—4
Betula verrucosa	5	5	5	4—5	4	3	5	2—3	4—5	3—4
Corylus avellana	4	3—4	5	4	4—5	4	4—5	3—4	—	—
Fraxinus excelsior	5	4—5	5	4—5	5	4—5	5	3—4	5	4
Prunus padus	5	3—4	5	3	5	4	5	3	3—5	3
Pyrus malus	5	5	5	4—5	5	5	5	4—5	5	5
Quercus robur	4—5	3—4	5	2—3	5	3	5	3	4—5	4
Ribes grossularia	4—5	4—5	5	5	4—5	4—5	5	3	5	4
Sorbus aucuparia	5	4—5	5	3—4	5	4—5	5	3—4	4—5	3
Syringa vulgaris	5	5	5	5	5	5	5	3—4	5	5
Alchemilla vulgaris	4	3—4	4	3—4	4	2—4	4	2—3	—	—
Anthriscus silvestris	2—3	2	4	2—3	3	2	4	3—4	—	—
Chrysanthemum leucanthemum	4	3—4	3—4	3—4	3—4	2—3	4	2—3	—	—
Dactylis glomerata	2—3	2	4	3—4	2—3	1—2	3	2	—	—
Epilobium angustifolium	5	5	5	5	5	5	5	4	—	—
Fragaria vesca	4—5	3—4	5	3—4	5	3	5	5	—	—
Galium boreale	5	4	5	3—4	5	4	—	—	—	—
Geranium silvaticum	4	2—3	4	2—3	2—4	2—3	4	2—3	—	—
Geum rivale	5	4	4	3—4	5	2	4—5	2	—	—
Lathyrus pratenis	4—5	2—3	5	3	4	2	5	3	—	—
Myrtillus nigra	4	3	4—5	3	3—4	2—3	4	1—2	—	—
Primula officinalis	5	3—4	4	3—4	4—5	3—4	4—5	4—5	—	—
Rubus idaeus	5	4	5	2—3	5	2	5	3	5	2—3
„ *saxatilis*	4	3	5	4—5	3—4	2—3	5	2	—	—
Solidago virgaurea	4	4	4	2	—	—	—	—	—	—
Spiraea ulmaria	5	3	5	2—3	5	2	5	2	—	—
Vaccinium vitis idaea	4	4	4	3	4	3—4	5	4—5	—	—
Veronica chamaedrys	5	4—5	5	4—5	5	3	5	2	—	—

[1] Die fettgedruckten Ziffern geben an, an welchen Stärkegehalt die Blätter sich nähern.

Es hat sich erwiesen, daß sich in vielen, ja sogar in den meisten Blättern noch sehr bedeutende Stärkemengen am Morgen vorfanden, und besonders eigentümlich ist, daß sich die Bäume in dieser Hinsicht vor den Stauden und Gräsern auszeichnen. Unsere lichten Sommernächte sind deutlich all zu kurz und möglicherweise auch etwas zu kühl, um den ganzen aufgespeicherten Vorrat aufzubrauchen. Bloß wenn sich die Pflanzen in besonders kräftiger Entwickelung befanden, wie die ziemlich rasch wachsenden Sprosse von *Veronica chamaedrys*, *Rubus idaeus* u. a. hatte eine weitergehende Entleerung stattgefunden. Obgleich sich die Bäume im Juli und August in einer lebhaften Zuwachsperiode befinden, so ist die Entleerung von ihren Blättern gewöhnlich doch sehr unvollständig, und oft ist bei der angewandten Methode kein Unterschied zwischen den Blättern am Abend und am Morgen zu entdecken gewesen. Der große Einfluß der Temperatur in der Nacht zeigte sich besonders am 19. August, wo am Morgen die Minimaltemperatur ziemlich hoch war. Ich glaube doch, daß die hier angeführten Nachttemperaturen mit Hinsicht auf das Klima der untersuchten Gegend nicht besonders kühl waren, und daß die gemachten Beobachtungen den gewöhnlichen Verhältnissen ziemlich entsprechen, was auch einzelne Beobachtungen auf Skabbholmen bestätigen. Die Sonnenpflanzen beginnen also ihre Assimilationsarbeit am Morgen mit einem ziemlich großen Vorrat an Stärke in den assimilierenden Zellen, was auf den Prozeß nachteilig einwirken muß, indem das Anhäufen von Assimilaten die Bildung von neuen sehr beeinträchtigt. Es scheint daher, als ob die Sonnenpflanzen in unseren kurzen und vielleicht auch etwas zu kühlen Sommernächten nicht alle Vorteile der reichlicheren Stärkebildung zu realisieren vermögen.

Jedoch sind diese Pflanzen im Vergleich mit den Schattenpflanzen noch sehr günstig gestellt. Leider geben die Untersuchungen mit Sachs' Jodprobe keine in wirklichen Zahlen ausdrückbaren Differenzen an, doch dürften letztere nach dem ungleichen Zuckergehalt zu urteilen sehr bedeutend sein. Bei den Schattenformen ist an regnerischen, trüben Tagen die Stärke in den Blättern nur spurenweise vorhanden oder fehlt sogar vollständig, und am Morgen ist, soweit sich meine Beobachtungen erstrecken, der Stärkegehalt unbedeutend und weit geringer als am Abend.

Die mitgeteilten Daten weisen alle darauf hin, daß mit sinkender Lichtintensität die Assimilation geringer wird und dies auch bei ganz ausgeprägten Schattenpflanzen, wie *Actaea*, *Dentaria*. *Orobus vernus*, vielen *Filices* etc. Die durch die Stärkeuntersuchungen erhaltenen Daten erlauben, wie schon vorher mehrmals gesagt ist, durchaus nicht in allen Fällen einen Vergleich zwischen verschiedenen Arten. Aber wenn nur Pflanzen, die sehr gern Stärke bilden, berücksichtigt werden, scheint aus den mitgeteilten Beobachtungen, wie sie pag. 392—393 zusammengestellt worden sind, hervorzugehen, daß bei den Schattenpflanzen die Assimilationskurve mit sinkender Lichtintensität lang-

samer fällt, als bei den Sonnenpflanzen. Die Ursache hierzu hat man in der anatomischen Konstruktion der Blätter zu suchen, bei welchen die Chloroplasten mehr gegen das Licht exponiert sind, wahrscheinlich auch in der Menge und speziellen Beschaffenheit des Chlorophylls (siehe z. B. Jönsson I, pag. 29). Von größtem Interesse ist es daher zu sehen, daß dessen ungeachtet die Assimilationsintensität vieler Schattenpflanzen soweit sinken kann, daß sonst unter gutem Lichtgenuß viel Stärke aufspeichernde Blätter im Schatten der am meisten geschlossenen Bestände sehr wenig oder gar keine solche bilden.

Mit der Ausbildung der Schattenblätter für ein besseres Ausnützen des schwächeren Lichtes folgt eine größere Empfindlichkeit gegen zu starkes Licht. Bekanntlich werden die Blätter vieler Schattenpflanzen im Sommer bleich und gelb und enthalten auch weniger Chlorophyll als die entsprechenden Schattenformen (siehe Jönsson I, pag. 14). Die Zerstörung des Chlorophylls kann unter Umständen so weit gehen, daß die Assimilation infolge hiervon sistiert oder gehemmt wird. Bei diesem schädlichen Einfluß des Lichtes wirken auch andere Faktoren mit, insbesondere, wie aus vielen meiner Beobachtungen hervorgeht, die Beschaffenheit des Bodens. Eine Pflanze, nämlich *Convallaria majalis*, die jedoch nicht als eine ausgesprochene Schattenpflanze angesehen werden kann, ist in dieser Hinsicht besonders lehrreich.

Im Frühling, wenn die Bäume noch unbelaubt sind, beobachtet man nur eine spärliche Stärkebildung in den Blättern dieser Pflanze, bisweilen sind sie beinahe stärkefrei, während doch da die anderen stärkebildenden Pflanzen einen großen Reichtum an Stärke zeigen. Wahrscheinlich hat man die Ursache hiervon darin zu suchen, daß das Chlorophyll und das Assimilationsgewebe des Blattes da noch nicht ihre völlige Entwickelung erreicht haben, denn nach B. Jönsson (I pag. 15—16) brauchen viele Pflanzen hierfür eine sehr lange Zeit, und einige kommen erst im Nachsommer zum vollen Abschluß ihrer Entwickelung[1]). Aber schon auf jener frühen Stufe der Entwickelung beobachtet man einen geringen Unterschied zwischen den Individuen der Laubholzbestände und denjenigen der sonnenoffenen Standorte; die ersteren sind reicher an Stärke als die letzteren. Diese Verschiedenheit wird im Hochsommer noch ausgeprägter, die Blätter an den beschatteten Orten werden breit, schön ausgebreitet und erhalten eine tiefgrüne Farbe, während die der sonnenoffenen Wiesen schwach tütenförmig zusammengezogen sind. Die Schattenform bildet nach vielen Beobachtungen nicht unbedeutend viel Stärke, während die Sonnenpflanzen ärmer daran sind. Im Gewebe der Sonnenblätter ist die Stärke in variierender Menge vorhanden, indem einige Partien gar keine Stärke enthalten, während an-

[1]) *Laserpitium latifolium* zeigt wahrscheinlich etwas Ähnliches. Im Vorsommer sind die Blätter auch an sonnenoffenen Standorten sehr stärkearm, im Hochsommer besonders stärkereich.

dere damit strotzend gefüllt sind. Die verschiedenen Partien sind gewöhnlich durch die Nerven scharf voneinander abgegrenzt. Es wäre ja möglich, daß eine schwächere Abfuhr der Assimilaten im Schatten den größeren Reichtum an Stärke in den Schattenblättern von *Convallaria majalis* verursachte; dies ist jedoch nicht die einzige Ursache, wenn es auch mit einwirkt, was folgende Versuche lehren. Zwei Proben von *Convallaria majalis* wurden verdunkelt, nämlich teils an einer sonnenoffenen Wiese, teils in einem schattenreichen Hain. Es dauerte ein paar Tage, bis die Blätter stärkefrei waren. Abgeschnittene, stärkefreie Schattenblätter wurden zusammen mit ebenfalls stärkefreien Sonnenblättern in Wassergläser gestellt. Eine Probe wurde auf die sonnenoffene Wiese, die andere in den tiefen Schatten placiert. Nachdem sie neun Stunden eines heiteren, warmen Sommertags assimiliert hatten (Temp. um 2 Uhr 17°8.), wurden die Blätter mittelst der Jodprobe untersucht. Es zeigte sich dabei, daß die Schattenblätter sowohl in der Sonne als auch im Schatten viel mehr Stärke gebildet hatten, als die Sonnenblätter.

Dasselbe Resultat lieferten mehrere Versuche, die in der oben beschriebenen Weise mittels der gasanalytischen Methode über die Assimilationsenergie der verschiedenen Blattformen von *Convallaria majalis* gemacht wurden. Die näheren Ergebnisse werden in der untenstehenden Tabelle mitgeteilt. Es zeigt sich, daß überall das Sonnenblatt eine schwächere Assimilationsenergie besitzt, als das Schattenblatt; das Verhältnis zwischen beiden ist jedoch sehr wechselnd, was auch zu erwarten war, da die Blätter von verschiedenen Lokalitäten eingesammelt worden sind und die individuelle Variation stets bedeutend ist.

Tabelle über eudiometrische Assimilationsversuche mit Sonnen- und Schattenblättern von *Convallaria majalis*.

	Zeit	Dauer des Versuchs	Kohl.-säure-gehalt	Temp.	Blatt-fl.	Per cm² assim. CO_2	Verh.
			%				
Schattenform	24. 8. 1900	45 Min.	4,44	19°2	25,6	0,282	
Sonnenform	„	„	4,20	„	21,8	0,181	1,55 : 1,00
Schattenform	25. 8. 1900	45 Min.	4,43	18°1	31,1	0,266	
Sonnenform	„	„	4,54	„	27,6	0,207	1,29 : 1,00
Schattenform	27. 8. 1900	45 Min.	6,36	14°9	30,5	0,132	
Sonnenform	„	„	4.74	„	35,5	0,037	3,59 : 1 00
Schattenform	27. 8. 1900	40 Min.	5,56	14°6	26,5	0,126	
Sonnenform	„	„	5.59	„	31,1	0.113	1,12 : 1,00

Mehrere Beobachtungen haben nun gezeigt, daß bei demselben Lichtgenuß die Stärkeaufspeicherung im Blatte um so geringer wurde, je trockener der Boden war, sodaß an sehr trockenen Lokalitäten gar keine Stärke im Assimilationsgewebe zu entdecken war. Andere störende Momente außer einem zu starken Lichte sind also hierbei auch noch wirksam.

Ähnlich wie *Convallaria* verhalten sich *Paris quadrifolia*, *Majanthemum bifolium*, die im Frühling und Vorsommer ein wenig

Stärke bilden, und *Polygonatum multiflorum*, die nur lösliche Zuckerarten aufspeichern. Bei *Convallaria* und der letzten Art ist der Zuckergehalt bestimmt worden, bei beiden ist er bei den Schattenformen höher gefunden worden, nämlich:

	Sonne:	Schatten:
Convallaria majalis	3,57 %	5,45 %
Polygonatum multiflorum	4,62 %	5,75 %

Wenden wir uns nun zu den anderen, gewöhnlich schattenliebenden Pflanzen, nämlich *Mercurialis perennis*, *Actaea spicata*, *Anemone hepatica*, an welche sich noch einige Vorsommer- und Frühjahrspflanzen eng anschließen, nämlich *Dentaria bulbifera* und *Anemone nemorosa*, so habe ich bei den Sonnenformen dieser Pflanzen stets einen größeren Stärkegehalt gefunden, wenn sie sich nicht an sehr trockenen oder sonst sehr ungünstigen Lokalitäten befanden. Bei näherer Untersuchung zeigt es sich, daß etwas später im Sommer kleine, kreisrunde Flecken im Blatte der Sonnenformen entstehen, welche gar keine Stärke enthalten, während das umgebende Gewebe von Stärkekörnern strotzend gefüllt ist. Besonders gilt dies von *Actaea spicata*; bei den Individuen, die an humusreichen Plätzen stehen, sind die Flecken nur vereinzelt und klein. Die Blätter dieser Sonnenformen haben übrigens ein bleicheres, schwächeres Grün, enthalten also wahrscheinlich weniger Chlorophyll als die entsprechenden Schattenformen. Dasselbe unregelmäßige Verteilen von Stärke im Blatte beobachtet man auch bei *Anemone hepatica* und *Mercurialis perennis*. Große Partien des Assimilationsgewebes sind sehr reich an Stärke, andere enthalten dagegen keine. Die stärkefreien Partien sind oft durch die Nerven umschrieben und scheint da das Blattgewebe zerstört zu sein, und tatsächlich trocknen diese Teile bald völlig ein. Dieses eigentümliche Verhalten der Schattenpflanzen an sonnenoffenen Plätzen scheint mir dadurch am besten erklärt zu werden, daß die Assimilation so lange steigt, bis das Assimilationsgewebe zerstört wird. Auch dürfte bei diesen Gewächsen eine Anhäufung von Assimilaten stattfinden, indem der Verbrauch derselben infolge krankhafter Veränderungen nur gering ist.

Für eine längere Periode scheinen also die Schattenpflanzen das volle Tageslicht nicht zu vertragen, mehrere krankhafte Veränderungen treten ein. Auf der anderen Seite sind sie auch für die Beleuchtungsveränderungen infolge der Belaubung sehr empfindlich, was meine Beobachtungen deutlich lehrten. Im Frühling, wo die Bestände noch unbelaubt sind, haben sie also in der Regel ihre beste Assimilationsperiode.

Das Anhäufen von Assimilaten in den Zellen und das Fehlen solcher spricht nichts aus über die Assimilationsenergie, mit welcher das Blatt das dargebotene Licht für die Assimilation verwenden kann. Wenn z. B. das Blatt im Schatten sehr wenig, das in der Sonne reichlich Stärke enthält, so kann jedoch das Schattenblatt infolge des größeren Chlorophyllgehalts bei

demselben Lichtgenuß rascher Kohlensäure zersetzen als das Sonnenblatt, was auch einige Versuche lehrten. Beispielsweise werden folgende Versuche angeführt:

Namen	Zeit	Dauer des Versuches	Kohl.-säure-gehalt	Temp.	Blattfl.	Per cm² assim. CO_2	Verh.
			%				
Anemone hepatica Sonne	22. 8. 1900	45 Min.	4,31	21,0	11.0 cm²	0.0119	2,48 : 1.00
Anemone hepatica Schatten	„	„	4.16	„	13.0 cm²	0.295	
Anemone hepatica Sonne	22. 8. 1900	45 Min.	5.10	20.9	14,0 cm²	0.0303	1,21 : 1.00
Anemone hepatica Schatten	„	„	4,70	„	11,5 cm²	0.0377	
Anemone hepatica Sonne	23. 8. 1900	45 Min.	5.02	21.5	13,3 cm²	0.0148	1 : 1
Anemone hepatica Schatten	„	„	4.80	„	12.3 cm²	0,0147	
Solidago virgaurea Sonne	27. 8. 1900	40 Min.	3.71	13,0	8,9 cm²	0,067	2,65 : 1.00
Solidago virgaurea Schatten	„	„	3.86	„	13.4 cm²	0.163	
Solidago virgaurea Sonne	28. 8. 1900	45 Min.	5.09	14.2	17.0 cm²	0,164	1,36 : 1.00
Solidago virgaurea Schatten	„	„	5.40	„	13.1 cm²	0.224	
Rubus saxatilis Sonne	31. 8. 1900	95 Min.	6.16	13.3	15,2 cm²	0.0568	1,33 : 1.00
Rubus saxatilis Schatten	„	„	5,21	„	13,5 cm²	0.0755	

Trotz aller Konstruktionseigentümlichkeiten, welche die Pflanzen im Schatten darbieten, wie die bessere Exposition der Chloroplasten gegen das Licht, die weiteren Zufuhrgänge für Kohlensäure zu den assimilierenden Zellen, stehen sie jedoch den Sonnenpflanzen, wie aus diesen Untersuchungen hervorgeht, weit nach inbezug auf Nahrungskonsum. Dieser Umstand hat sicherlich in vielen Hinsichten den Bau und die Entwickelung dieser Gewächse beherrscht, was im Schlußkapitel näher diskutiert wird. Dies äußert sich auch unter anderem durch eine geringere Atmung im Schatten. Die Pflanzen haben bekanntlich, wie übrigens alle Organismen, mehr oder weniger weitgehendes Vermögen, den Stoffwechsel nach Bedarf zu regulieren, was den Pflanzen ermöglicht, sich wechselnden äußeren Bedingungen anzupassen. Die Veränderungen des Stoffwechsels zeigen sich auch in der mehr oder weniger lebhaft werdenden Atmung an. Durch diesen Prozeß geht den Pflanzen ein großer Teil des Kohlenstoffes verloren, für die schwach assimilierenden Pflanzen entsteht daher ein Bedürfnis, diese Abgabe, wenn möglich, herabzusetzen.

Es ist schon bekannt, daß die Nahrungsbedingungen einen wesentlichen Einfluß auf die Intensität der Atmung ausüben, bei geringerer oder mangelnder Nahrung atmen die Pflanzen weniger als bei genügender Nahrungszufuhr. Kosiński (I) hat mit

Aspergillus niger ausgedehnte Versuche gemacht über die Abhängigkeit der Atmungsintensität von Nahrungsbedingungen und dargetan, daß diese Pflanze in dieser Beziehung einer weitgehenden Veränderung fähig ist. Ad. Mayer (I) war der erste, der die Atmung der Schattenpflanzen studierte. Er untersuchte die allbekannte Stubenpflanze *Aspidistra elatior*, die in den dunkelsten Zimmern zu wachsen vermag, und fand, daß diese nur $^1/_{25}$ von der Kohlensäuremenge ausscheidet, welche eine gleichgroße Quantität Weizenpflanzen in derselben Zeit ausatmete. Geneau de Lamarlière (I) fand bei vielen Versuchen mit Sonnen- und Schattenblättern desselben Baumes immer die Atmungsintensität weit geringer bei den Schattenblättern als bei den Sonnenblättern.

Ein direkter Einfluß des Lichtes auf die Atmung ist nach allen kritischen Untersuchungen nicht anzunehmen, wenigstens nicht in wesentlichem Grade; ein Wechsel von Beleuchtung und Dunkelheit bleibt ohne Einwirkung. Die von den vorher erwähnten Forschern konstatierte geringere Atmung der Schattenpflanzen dürfte daher ihren Grund hauptsächlich darin haben, daß sie sich unter schlechteren Nahrungsbedingungen befinden.

Es wurden in den Sommern 1899—1901 nicht wenige Versuche vorgenommen, um eine Vorstellung zu gewinnen, wie weit sich die Schattenformen in den belaubten Beständen von den respektiven Sonnenformen unterscheiden, auch wurden bei einigen Bäumen die äußeren und inneren Blätter in dieser Hinsicht miteinander verglichen. Die Beobachtungsergebnisse sind in den zwei folgenden Tabellen enthalten.

Tabelle über Atmungsintensität der äußeren und inneren Blätter einiger Bäume.

Pflanze	Zeit	Dauer des Vers.	t°	Blattfläche cm²	Trockengewicht g	CO_2 pro cm²	CO_2 pro cg	Verh.[1]
Fraxinus excelsior a.	2. 9. 1899	3 St.	16°0	23,27	0.1749	0.0116	0.0154	1.50 : 1,00
Fraxinus excelsior i.	„	„	„	15.70	0.0926	0,0078	0,0139	1,11 : 1,00
Sorbus aucuparia a.	2. 9. 1899	4 St.	16°0	3,98	0,0379	0.0178	0,0019	1,07 : 1,00
Sorbus aucuparia i.	„	„	„	5,22	0.0424	0,0167	0,0020	1,00 : 1,05
Prunus padus a.	28. 8. 1899	4 St.	10°5	18,08	0.1053	0,00648	0.00111	3,43 : 1,00
Prunus padus i.	„	„	„	22,05	0.1037	0.00189	0,0004	2,74 : 1,00
Corylus avellana a.	2. 9. 1899	3h,25m	15°0	34,28	0,1674	0,0063	0,0012	5,91 : 1,00
Corylus avellana i.	„	„	„	37,42	0,0890	0,0011	0,0004	3,00 : 1,00

[1]) In dieser Kolumne werden zuerst die Verhältnisse zwischen den Kohlensäuremengen pro Blattfläche, dann pro Trockengewicht berechnet angegeben.

Tabelle über Atmungsintensität der Sonnen- und Schattenformen bei derselben Art.

Namen	Zeit	Dauer des Vers.	t°	Blattfläche cm²	Trockengewicht	CO_2 pr. cm² cm³	CO_2 pr. cgr. cm³	Verh.
Actaea spicata[1])	14. 8. 1900	3 St.	17°7	29,5	—	0,00138	—	1,75 : 1,00
" " [2])	"	"	"	30,7	—	0,00242	—	—
Convallaria majalis[3])	9. 7. 1901	"	17°0	13,7	0,0790	0,0110	0,0190	2,10 : 1,00
" " [4])	"	"	"	13,0	0,0702	0,0108	0,0190	1,19 : 1,00
" " [5])	"	"	"	24,9	0,0817	0,00522	0,0160	1,57 : 1,00
" " [6])	"	"	"	27,9	0,1067	0,00690	0,0170	1,12 : 1,00
Dentaria bulbifera[3])	5. 7. 1901	"	18°0	17,4	0,0759	0,0150	0,0343	2,38 : 1,00
" " [5])	"	"	"	20,5	0,0563	0,0063	0,0231	1,48 : 1,00
Geranium sanguineum[7])	28. 8. 1899	2 St.	10°0	5,8	0,0416	0,00903	0,0125	2,20 : 1,00
" " [8])	"	"	"	4,7	0,0290	0,00410	0,0067	1,87 : 1,00
Heracleum sibiricum[7])	28. 8. 1899	4 St.	10°0	14,7	0,0304	0,0130	0,0627	2,65 : 1,00
" " [2])	"	"	"	23,1	0,0785	0,0049	0,0144	4,35 : 1,00
Laserpitium latifolium[7])	23. 8. 1899	4 St.	13°8	18,2	—	0,0110	—	1,77 : 1,00
" " [1])	"	"	"	19,5	—	0,0062	—	—
Lonicera xylosteum[7])	22. 8. 1899	6 St.	17°2	11,1	—	0,0168	—	2,00 : 1,00
" " [1])	"	"	"	10,0	—	0,0084	—	—
Myrtillus nigra[7])	28. 8. 1899	4 St.	8°8	12,1	0,1031	0,0049	0,0058	2,58 : 1,00
" " [9])	"	"	"	10,9	0,0836	0,0019	0,0024	2,42 : 1,00
Paris quadrifolia[3])	5. 7. 1901	3 St.	18°0	13,7	0,0490	0,0092	0,0263	2,10 : 1,00
" " [5])	"	"	"	15,5	0,0376	0,0046	0,0189	1,39 : 1,00
Rubus idaeus[7])	24. 8. 1899	5 St.	13°2	19,6	0,1000	0,0104	0,0208	4,95 : 1,00
" " [9])	"	"	"	21,8	0,0595	0,0021	0,0078	2,67 : 1,00
Rubus saxatilis[7])	24. 8. 1899	5 St.	13°2	17,4	0,1327	0,0088	0,0115	2,44 : 1,00
" " [1])	"	"	"	23,1	—	0,0036	—	—
Spiraea ulmaria[10])	26. 8. 1899	4½ St.	10°8	32,0	0,1768	0,0054	0,0097	2,25 : 1,00
" " [2])	"	"	"	41,3	0,1399	0,0024	0,0088	1,10 : 1,00
Solidago virgaurea[7])	23. 8. 1899	4 St.	14°5	16,0	—	0,0108	—	3,86 : 1,00
" " [1])	"	"	"	15,0	—	0,0028	—	—
Viburnum opulus[7])	24. 8. 1899	5.20 St.	13°2	24,0	—	0,0072	—	4,24 : 1,00
" " [1])	"	"	"	27,0	—	0,0017	—	—

Ziehen wir zuerst die Laubblätter der Bäume in Betracht, so fällt es sofort in die Augen, daß die Blätter bei den zwei Arten mit den lichten Kronen, welche eine ganz gleichmäßige Verteilung der Assimilationsarbeit zeigen, ziemlich gleich atmen, während sich bei *Prunus padus* und *Corylus avellana* ein bedeutender Unterschied in der Atmungsintensität zeigt. Die anderen Versuchsobjekte sind an verschiedenen Lokalitäten eingesammelt worden, immer zeigt sich jedoch im Schatten eine bedeutende Abschwächung der Atmungsintensität, welche bei einigen Versuchen ganz bedeutende Werte erreichen kann. Meine Versuche weisen auch eine lebhaftere Atmung bei *Paris quadrifolia* und

[1]) Haselhain. [2]) Eschenhain. [3]) Humusland in Sonne. [4]) Humusarmer Sand in Sonne. [5]) Humusland im Schatten von Haselsträuchern. [6]) Humusarmer Sand im Schatten von Haselsträuchern. [7]) Sonnenoffene Wiese. [8]) Wacholdergebüsch. [9]) Gebüsch aus Erlen, *Prunus padus*, Wacholder u. a. a. [10]) In einem *Spiraea*-Bestande am Ufer.

Convallaria majalis nach, die gewöhnlich an sonnenoffenen Standorten weniger Stärke enthalten als im Schatten, bei diesen können die Nahrungsbedingungen kaum die Ursache der ungleichen Intensität sein. Die Versuche mit diesen Pflanzen sind an heiteren Tagen vorgenommen worden; möglicherweise ist die höhere Temperatur, welcher die Sonnenpflanzen vor dem Versuch ausgesetzt waren, eine Ursache hierzu. Weitere Versuche und ausgedehnte Studien über die Atmung würden sicherlich wichtige Ergebnisse über die Nahrungsökonomie und das Anpassungsvermögen der Pflanzen liefern. Immerhin sind schon die hier gemachten Beobachtungen von gewissem Interesse, sie haben alle, obschon die Versuchsobjekte von verschiedenen Lokalitäten stammten, bei den Schattenindividuen eine deutliche Herabminderung der Atmungsintensität gezeigt. Dies kann möglicherweise auch durch eine Verlangsamung der Lebensprozesse erklärt werden. Aber es ist auch möglich, daß die herabgesetzte Atmung eine wirkliche Ersparnis des Kohlenstoffmaterials bedeutet, daß die Schattenpflanzen dieselbe Arbeit mit einer geringeren Materialverschwendung ausführen als die Sonnenpflanzen. Der Zerfall der kompliziert gebauten chemischen Vereine kann nämlich in ungleicher Weise verlaufen; bei den Succulenten z. B. entstehen durch die Atmung organische Säuren ungleicher Konstitution, die später in mannigfacher Weise in der Pflanze verwendet werden. Es wäre vielleicht eine lohnende Aufgabe zu untersuchen, ob der Zerfall der Kohlenhydrate bei der Atmung bei den ausgeprägten Schattenpflanzen in anderer Weise verläuft als bei den Sonnenpflanzen.

Kap. VIII. Über die Bedeutung des Frühlingslichtes für die Ausbildung des Assimilationsgewebes, insbesondere des Palisadenparenchyms der Blätter.

Es ist seit Stahl's (I) grundlegenden Arbeiten eine von vielen Forschern bewiesene Tatsache, daß das Licht auf die Ausbildung des Assimilationsgewebes, insbesondere des Palisadenparenchyms großen Einfluß ausübt. In gutem Lichte werden die Palisadenzellen länger und in vielen Fällen werden mehr Schichten solcher ausgebildet als im Schatten, wo diese Zellen ganz kurz bleiben und gewöhnlich nur ein einschichtiges Gewebe darstellen (Pick, Dufour, Grosglik u. a. siehe z. B. Bürgerstein, Mat. etc. III, Wien 1901). Andere besonders transpirationsbefördernde oder auch die Wasserversorgung erschwerende Momente wirken in derselben Richtung ein, wie die größere oder geringere Feuchtigkeit des Bodens und der Luft, gleichwie die Ausbildung des Wurzelsystems (Areschoug, Vesque, Mer, Lothelier, Lesage u. a. siehe weiter Bürgerstein l. c.).

Die Reaktion der Pflanzen gegen äußere Bedingungen fällt jedoch bei ungleichen Pflanzen sehr verschieden aus; einige sind sehr empfindlich und weisen ganz große Veränderungen auf, andere sind mehr stabil und bleiben unter den wechselnden

Bedingungen wesentlich gleich. Diese letzteren haben die Ausbildung des Assimilationssystems weit mehr erblich festgehalten als die früheren. Die Reaktion gegen das Licht kann sich schon bei der ersten Generation zeigen, wie die Versuche von Lothelier, Mer u. a. lehren oder auch später. Nach den interessanten Beobachtungen Nordhausen's (I) zu urteilen, können sich nämlich auch Nachwirkungen geltend machen. Schattenzweige von Bäumen behalten nach diesem Verfasser ihren Charakter bei, auch wenn sie im vollen Licht zum Austreiben kommen; die Schatten- und Lichtzweige eines Baumes verhalten sich in vielen Hinsichten wie zwei Rassen von ungleicher Lichtstimmung und festgehaltenem Bau der Blätter.

Durch Anwenden der Wiesner'schen Lichtmessungsmethode ist es nun möglich, die Reaktion des Blattes bei ungleichem

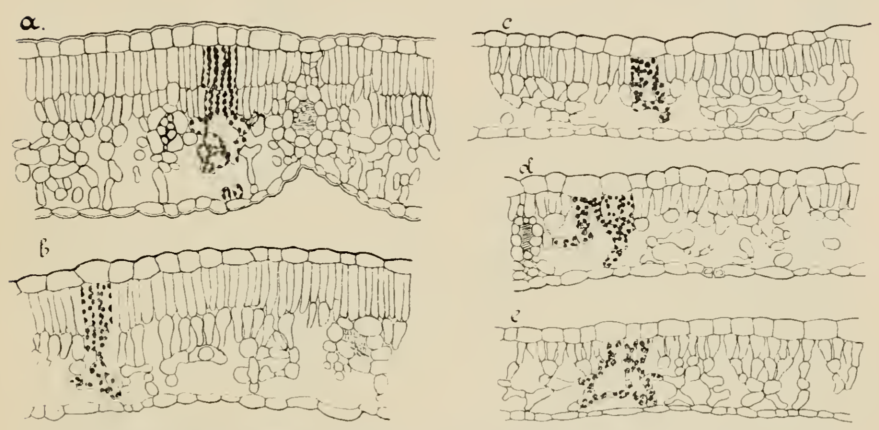


Fig. 8. *Corylus avellana.* Blätter unter verschiedenem Lichtgenusse assimilierend. a) Südseite eines Strauches, trockener Standort. b) Nordseite eines Strauches, frischer Standort. a) und b) sind Sonnenblätter von äußeren Teilen der Laubkrone. c) Innenblatt. Lichtgenuß = $\frac{1}{20}$. d) Blatt von einem plagiotrogen Zweige im Schatten einer Fichte. Lichtgenuß = $\frac{1}{33}$. e) Innenblatt im Innern eines Bestandes. Lichtgenuß = $\frac{1}{50}$.

Lichtgenuß zu verfolgen und als Beispiel wird aus meinen Beobachtungen *Corylus avellana* angeführt. Dieser Strauch besitzt Blätter, die gegen ungleiche Beleuchtung sehr empfindlich sind. Die beigefügten anatomischen Bilder (Fig. 8), die wie auch alle folgenden unter derselben Vergrößerung gezeichnet sind, illustrieren dies sehr gut. Das von der Südseite eines Strauches genommene Blatt hat zwei Reihen dicht aneinander stehender Palisadenzellen, und unter den Zellen des Schwammparenchyms zeigen einige Neigung zu derselben Form und zwar diejenigen, welche nahe an der Unterseite stehen. Das Blatt von der Nordseite eines Strauches ist nicht völlig so dick wie das frühere,

bloß eine Reihe Palisadenzellen ist völlig ausgebildet, die zweite ist ziemlich lückenhaft und die Zellen haben oft nicht die typische Form der Palisadenzelle. Die inneren Blätter weichen sehr von den äußeren ab, und zwar um so mehr, je stärker der Schatten im Innern des Strauches ist. Bloß eine Reihe Palisadenzellen ist ausgebildet, und diese Zellen werden um so kürzer, je stärker der Schatten ist, in welchem das Blatt lebt. Das oberste Blatt *c* ist vom Innern eines Strauches mit einer ziemlich lichten Laubkrone entnommen, der Lichtgenuß beträgt da ungefähr $\frac{1}{20}$ vom gesamten Tageslicht. Das Blatt *c* stammt vom innersten Teile eines dichten Bestandes her, wo der Lichtgenuß bloß ein $\frac{1}{50}$ des gesamten Tageslichtes beträgt. Das Blatt *d* hat seine Entwickelung im Schatten einer Fichte vollzogen und einen Lichtgenuß von $\frac{1}{33}$ des gesamten Tageslichtes gehabt. Wie ein Betrachten der beigefügten Figuren lehrt, werden mit sinkender Lichtintensität die Palisadenzellen kürzer, und es zeigt sich bei den Lichtbestimmungen eine große Übereinstimmung zwischen den Lichteinflüssen und der Reaktion der Pflanze. Ein wirklicher Parallelismus zwischen Lichtgenuß und Größe der Palisaden ist indessen nicht zu erwarten. Das Blatt *d* ist sicher bei demselben Lichtgenuß entwickelt worden, den es im Sommer genießt, über die anderen fehlen leider die nötigen Beobachtungen. Sie können ganz gut im Frühling entwickelt worden sein, wo die Haselsträucher noch nicht völlig belaubt gewesen waren.

Gewöhnlich kommen nämlich die inneren Zweige und Sprosse eines Baumes früher zum Austreiben der Knospen als die äußeren, und genießen dabei einen höheren Lichtgenuß als nachher im Sommer. Dagegen erhalten die unter ziemlich guten Lichtbedingungen sich entwickelnden Blätter oft einen ganz ausgeprägten Schattenblattbau, der dem im Sommer herrschenden Lichtgenuß am nächsten angepaßt ist. Die Reaktion des Blattes ist nämlich nach den angeführten Untersuchungen Nordhausen's nicht allein eine direkte Anpassung, sondern es machen sich dabei auch frühere Vegetationsperioden geltend und wirken als Nachwirkungen ein; auch dürften etwaige Korrelationen hier von Bedeutung sein (Nordhausen I pag. 33).

Es fragt sich nun, wie sich die Sträucher in den Laubholzbeständen verhalten. Dieselben genießen da im Frühling ein gutes, für eine reiche, lebhafte Assimilation ausreichendes Licht, im Sommer sind sie aber stark beschattet, so daß bei vielen die Assimilation nur ein Minimum erreicht. Ist es das stärkere Frühlingslicht, welches den Bau der Blätter beherrscht, oder waltet hier das schwächere Sommerlicht durch etwaige Nachwirkungen ob? Ein Vergleich zwischen den Formen derselben Art auf den sonnenoffenen Wiesen, in den dichten Haselbeständen und den immer beschatteten Wacholder- und Fichten-

beständen liefert sehr gute Aufschlüsse über diese Frage. Als Beispiele werden hier einige Pflanzen angeführt, die in ihrem Bau sehr empfindlich gegen ungleichen Lichtgenuß reagieren.

Als erstes Beispiel wird hier *Ribes alpinum* angeführt. Dieser Strauch kommt in den Laubwiesen unter sehr verschiedenen Lichtbedingungen vor, die Art ist allgemein auf sonnenoffenen Wiesen, auch auf ziemlich trockenen; im letzteren Falle werden die Blätter ziemlich klein und sind gewöhnlich buckelig zusammengebogen. In den Eschen- und Haselhainen, auch in

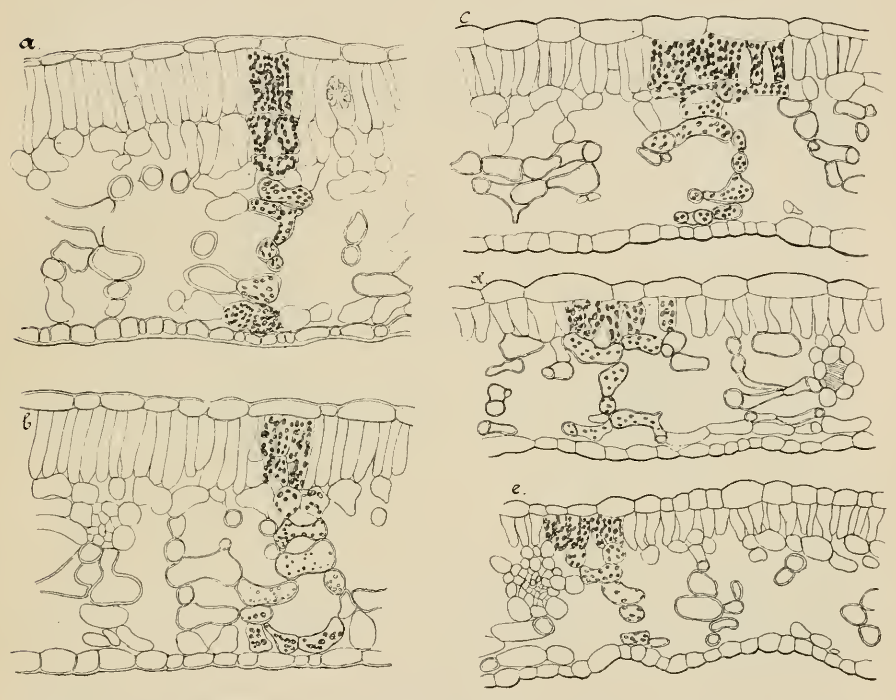


Fig. 9. *Ribes alpinum.* Bau der Blätter unter verschiedenem Lichtgenusse. a) Sonnenblatt, offene Wiese $L = 1$. a) Schattenblatt. Haselhain L im Frühling $= \frac{1}{2,5} - \frac{1}{3}$, im Sommer $= \frac{1}{40} - \frac{1}{50}$. c) Schattenblatt, Wacholdergebüsch $L = \frac{1}{17} - \frac{1}{20}$. d) Schattenblatt, Fichtenbestand $L = \frac{1}{30}$. e) Schattenblatt, Fichtenbestand $L = \frac{1}{80}$.

den dichtesten, kommt diese Art als eine wahre Charakterpflanze vor, ebenso in den Wacholder- und Fichtenbeständen, wo sie indessen, wenn der Schatten sehr stark wird, nur ein kümmerliches Dasein fristet. Die beigefügte Fig. 9 gibt die Blattschnitte von *Ribes alpinum* unter verschiedenen Bedingungen wieder. Das Blatt a stammt von einem Strauch auf einer sonnenoffenen Wiese. Das Palisadenparenchym ist schön ausgebildet, ein-

schichtig, die unmittelbar darunter liegenden Zellen zeigen außerdem eine große Neigung, palisadenähnlich zu werden. Das Schwammparenchym ist sehr luftreich und besteht aus wenigarmigen Zellen mit ungewöhnlich dicken Wänden, es enthält ein mehr bleichgrünes Chlorophyll; besonders in der Mitte des Blattes ist es wesentlich heller als in den Palisadenzellen und den der unteren Epidermis am nächsten liegenden Zellen. Das Blatt b stammt von einem Strauch in einem Haselhain. Der Sproß genoß beim Austreiben der Knospe im Frühling einen Lichtgenuß am Mittag von $\frac{1}{2,5}-\frac{1}{3}$ des gesamten Tageslichtes, und das Blatt erreichte unter diesen guten Lichtbedingungen seine völlige Entwickelung und assimilierte noch einige Zeit hinterher sehr lebhaft. Mit der Belaubung der Hasel treten ganz andere Bedingungen ein, der Lichtgenuß sank auf $\frac{1}{40}-\frac{1}{50}$ des Tageslichtes und die Assimilation wurde entsprechend herabgesetzt. Der Bau des Blattes weicht von demjenigen der sonnenoffenen Wiese nur wenig ab, die Palisadenzellen erreichen dieselbe Höhe, der Unterschied im Bau der Oberhaut ist sehr klein, nur fehlt bei den den Palisaden am nächsten liegenden Zellen die Neigung gestreckt und zylindrisch zu werden.

Ein ganz anderes Aussehen haben die Blätter, welche unter schwachem Lichtgenuß ihre Entwickelung vollziehen. Zuerst betrachten wir ein Blatt aus einem Wacholdergebüsch. Dieses ist unter einem Lichtgenuß von $\frac{1}{17}-\frac{1}{20}$ des gesamten Tageslichtes entwickelt worden und hat auch den ganzen Sommer hindurch im gedämpften Licht seine Assimilationsarbeit auszuführen gehabt. Im Vergleich mit den Blättern vom Strauche im Haselhain ist dieses Blatt bedeutend schwächer ausgebildet. Die Oberhautzellen sind dünner, und vor allem erreichen die Palisaden nie dieselbe Höhe wie bei dem Blatte aus dem Haselhain, obschon unser Blatt im Sommer unter besserer Beleuchtung arbeitet. Sogar das Schwammparenchym ist, wenn auch bedeutend luftreicher, doch nicht so mächtig wie bei dem „Haselhainblatte“. Das Blatt, welches aus einem Fichtenhain stammt, hat im Sommer ungefähr dieselben Lichtbedingungen wie das „Haselhainblatt“ gehabt; die Unterschiede sind aber außerordentlich groß, die Palisaden erreichen noch nicht einmal ihre typische, zylindrische Form, sondern zeigen eine Neigung schwach trichterförmig zu werden. Noch mehr unterscheiden sich die Blätter, welche von absterbenden Sträuchern unter einer Fichte gepflückt sind. Die schwach trichterförmigen Palisaden werden nur halb so hoch wie bei den normalen Blättern. Ein Vergleich zwischen den „Haselhainblättern“ auf der einen Seite sowie den „Wacholdergebüsch-“ und „Fichtenhain“-Blättern auf der anderen zeigt genügend die große Bedeutung des Frühlingslichtes für die Ausbildung des Assimilationsparenchyms, insbesondere der Pali-

saden. Das stärkere Frühlingslicht ist bei dieser Art ausschlaggebend. Die genannten Standorte sind einander in den übrigen Hinsichten sehr gleich, die relative Feuchtigkeit ist nach meinen zahlreichen Beobachtungen wahrscheinlich sehr gleichmäßig verteilt. Der Boden war überall frisch. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß das Licht hier der bestimmende Faktor bei der Entwickelung gewesen ist.

War der Einfluß des nur schwachen Sonnenlichtes im Haselhain auf die Ausbildung des Blattes von *Ribes alpinum* von geringerer Bedeutung, so bewirkt er bei anderen Pflanzen eine ausgeprägte Veränderung. Als Beispiel für letzteren Fall sei *Lonicera xylosteum* angeführt. Die beigefügte Figur gibt Blattschnitte von diesem Strauch von verschiedenen Standorten wieder; a. stammt von einer sonnenoffenen Wiese, b. von einem Eschenhain, welcher bezüglich des Baues der Blätter mit dem Haselhain die größte Übereinstimmung hat, c. von einem Fichtenhain, ziemlich licht, $L = \frac{1}{25}$. Das „Eschenhainblatt" ist bedeutend dünner, die Palisaden stehen weniger dicht, das Blatt ist bedeutend luft-

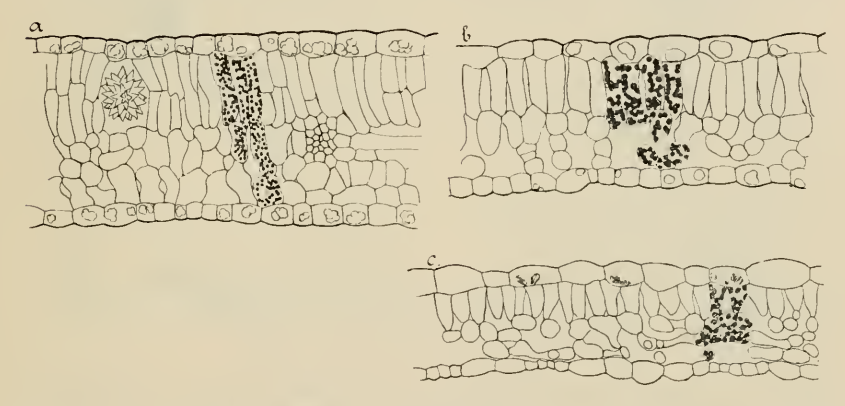


Fig. 10. *Lonicera xylosteum.* Bau der Blätter unter verschiedenem Lichtgenuß. a. Sonnenblatt von einer offenen Wiese L = 1. b. Schattenblatt aus einem Eschenhain L im Frühling $= \frac{1}{2}$ (ungefähr), im Sommer $= \frac{1}{14} - \frac{1}{18}$. c. Blatt aus einem Fichtenhain $L = \frac{1}{25}$.

reicher, besonders im Schwammparenchym. Das Blatt c. stammt aus einem Fichtenhain, es ist in allen Teilen weniger ausgebildet. Es ist bedeutend dünner und hat sehr schwache Palisaden, inbezug auf die Ausbildung steht es den Blättern aus den Eschenhainen und den unter weit schlechteren Lichtbedingungen arbeitenden Haselhainblättern bedeutend nach.

Hier werden noch zwei Arten genannt, nämlich *Rubus saxatilis* und *Geranium silvaticum.* Die Unterschiede zwischen den Blättern auf sonnenoffenen Wiesen und denen in Eschen-

und Haselhainen sind nicht besonders groß. Aber schärfer tritt die außerordentlich große Bedeutung des Frühlingslichtes hervor, wenn Blätter aus den lichten Fichtenhainen zum Vergleich herangezogen werden. Bei beiden Arten erreicht da das Assimilationsparenchym bloß eine schwache Entwickelung, die Palisaden sind stets mehr oder minder trichterförmig und haben große Lücken in ihrer Aneinanderreihung. Besonders schwach, ja sogar kümmerlich entwickelt sind die Assimilationszellen bei

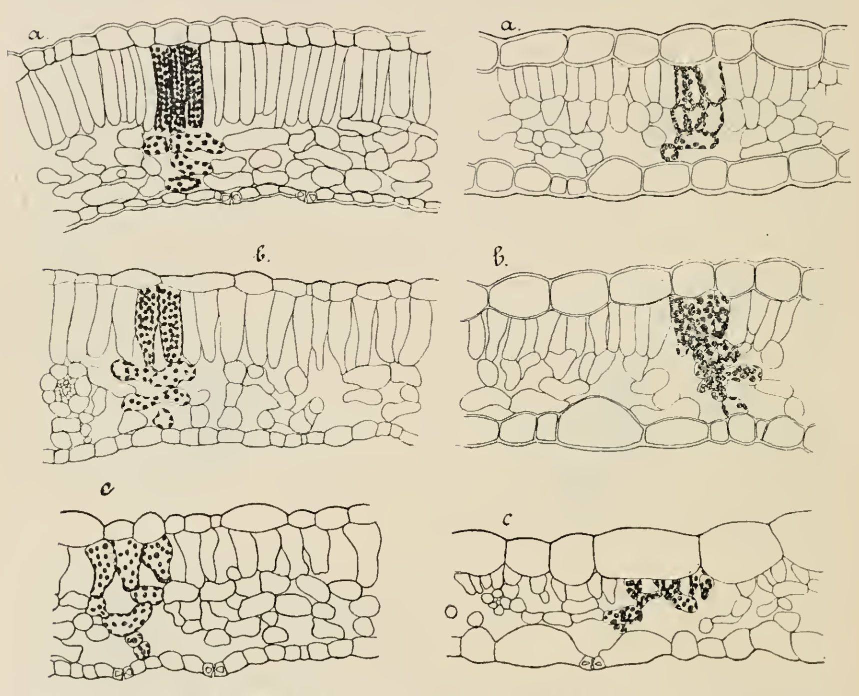


Fig. 11. *Geranium silvaticum* links, *Rubus saxatilis* rechts. a. Sonnenblatt. b. Schattenblatt aus einem Haselhain, c. Schattenblatt aus einem Fichtenbestand.

Rubus saxatilis, doch hatten die Blätter sowohl von *Rubus* als auch von *Geranium* im Sommer in den Fichtenbeständen einen höheren Lichtgenuß als in den Haselbeständen.

Solidago virgaurea erbietet uns ein Beispiel einer Pflanze, die unter sehr verschiedenen Lichtbedingungen fortkommen kann, und deren Blätter sehr empfindlich gegen das Licht reagieren. Bei vollem Lichtgenuß, wie auf den offenen Wiesen, werden die Blätter sehr dick, die Palisaden bilden zwei Reihen Zellen, die ziemlich dicht aneinander stehen, die Basalblätter sind dicker und mehr dicht gebaut, als die oberen Stengelblätter, die ziemlich reich an Interzellularen sind. Im Haselhain erhalten die im Frühling entwickelten Basalblätter einen von den entsprechenden Sonnenblättern sehr abweichenden Bau, sie werden bedeu-

tend reicher an Interzellularen, bloß eine Reihe Palisaden wird ausgebildet, die Zellen werden kürzer und zeigen eine Neigung trichterförmig zu werden; noch mehr ausgeprägt sind die im Sommer entwickelten Stengelblätter, die zuweilen, wenn *Solidago* im Sommer sterile Sprossen im Schatten der Hasel erzeugt, zur

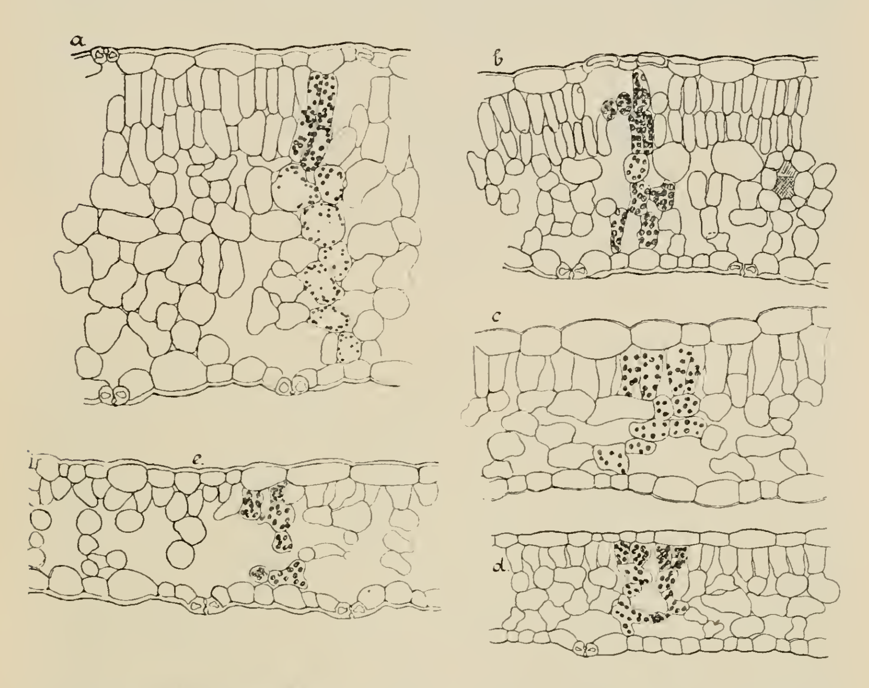


Fig. 12. *Solidago virgaurea.* Blätter von verschiedenen Standorten in den Laubwiesen. a. und b. von einer sonnenoffenen Wiese, a. Basalblatt, b. Stengelblatt. c. und d. aus einem Haselhain, c. Basal-, d. Stengelblatt, e. Basalblatt aus einem Fichtenhain.

Ausbildung kommen. Die letzte Figur e stellt ein Basalblatt vor, das unter den Fichten entwickelt worden ist, der Lichtgenuß war da ziemlich hoch, $\frac{1}{25}$ ungefähr, trotzdem zeigt es nur eine schwache Ausbildung des Assimilationssystems und steht in dieser Hinsicht den Basalblättern im Haselhain bedeutend nach.

Die hier angeführten Pflanzen, deren Zahl aus meinen Beobachtungen leicht vermehrt werden konnte, zeigen alle in sehr deutlicher Weise die große Bedeutung des Frühlingslichtes für die Ausbildung des Assimilationsparenchyms. Es ist das stärkere Frühlingslicht, welches die Pflanzen in den noch unbelaubten Beständen genießen, das hier maßgebend ist. Pflanzen, die bei ihrer Entwickelung einen herabgesetzten Lichtgenuß haben, der indessen weit größer ist als der, den die Pflanzen in den

belaubten Haselbeständen genießen, erhalten eine weit geringere Ausbildung des Assimilationssystems.

Außerdem sehen wir, daß die Empfindlichkeit der Pflanzen gegen das wenig gedämpfte Licht in den unbelaubten Beständen bei ungleichen Arten sehr verschieden ist. Bei *Ribes alpinum* sind die Blätter von sonnenoffener Wiese und dem Haselhain einander gleich, die Unterschiede sind ziemlich unbedeutend; hierher gehören auch *Geranium silvaticum* und *Rubus saxatilis*. Andere dagegen weisen weitgehende Veränderungen auf, wie z. B. *Lonicera xylosteum* und *Solidago virgaurea*, ebenso *Prunus padus* nach meinen Beobachtungen. Die Empfindlichkeit der Pflanzen ist deutlich sehr verschieden, doch dürfte sich das schwächere Licht im Sommer in wesentlichem Grade bei diesen Pflanzen als Nachwirkung geltend machen.

Nur wenige Pflanzen entwickeln in den belaubten Haselbeständen neue Blätter, in den lichtesten Teilen, $\frac{1}{27}-\frac{1}{33}$, ist dies der Fall bei *Rubus saxatilis*, aber da die kleinen Blätter der langen Triebe auch bei den Sonnenpflanzen von den Basalblättern im Bau abweichen, so ist es nicht angebracht, diese Blätter mit den im Frühling entwickelten Blättern zu vergleichen.

Bei der Anpassung der Laubblätter gegenüber dem Lichte dürfte das am Mittag eintretende absolute Maximum ausschlaggebend sein für die Reaktion der Pflanzen und nicht die Lichtsumme; die am Mittag ermittelten Zahlen des relativen Lichtgenusses an verschiedenen Standorten haben also hier einen größeren Wert als beim Schätzen der Assimilationsbedingungen.

Die hier angeführten Beobachtungen, die meines Wissens ein früher nicht beobachtetes Kapitel in der Biologie der Schattenpflanzen ausmachen, zeigen, welchen großen Nutzen man von Anwenden der Wiesner'schen Lichtmessungsmethode bei pflanzengeographischen Forschungen haben kann.

Kap. IX. Versuche über die Transpiration der Pflanzen auf sonnenoffenen Wiesen und in Beständen, insbesondere in dicht geschlossenen Haselhainen.

Es dürfte außer den Nahrungsforderungen keinen Faktor geben, der für das Fortkommen einer Pflanze unter verschiedenen Umständen und auf ungleichen Standorten bedeutender ist als ihr Vermögen, das zugängliche Wasser aufzunehmen und die Abgabe desselben zu regulieren. Die Bilanz zwischen Aufnahme und Abgabe des Wassers beherrscht in vielen Hinsichten die innere und äußere Ausbildung der Organe. Die Einrichtungen, welche ein für die Pflanze ökonomisches Abgeben erzielen, treten in vielen Fällen scharf zu Tage, und die Anpassungserscheinungen gegen zu starke Transpiration sind ein beliebtes Kapitel der Ökologie geworden. Das jeweilige Vermögen, dem Boden Wasser zu entziehen, ist zwar bei den Pflanzen sehr un-

gleich, die diesbezüglichen Ausbildungen und verschiedenen physiologischen Eigenschaften des Wurzelsystems in dieser Hinsicht sind noch sehr wenig studiert worden und besonders ist die physiologische Seite dieses Problems noch sehr wenig entwickelt. Und doch dürfte gerade dieses Vermögen, wie weiter unten gezeigt wird, ebenso sehr wie die Transpiration für das Gedeihen einer Pflanze an einem bestimmten Standort von Bedeutung sein.

Viele äußere Faktoren üben auf die Transpiration einen großen Einfluß aus, nämlich Temperatur, Feuchtigkeit und Bewegung der Luft, das Licht, Zugänglichkeit des Wassers im Boden und der Vorrat des letzteren an Nahrung.

Mit sich steigernder Temperatur wird die Transpiration lebhafter, ebenso bei geringerer Feuchtigkeit der Luft. Die Transpiration der Pflanzen folgt indessen nicht völlig den physikalischen Gesetzen der Ausdunstung, sondern die Pflanze besitzt in ihrer Organisation viele Möglichkeiten, dieselbe nach Bedarf zu regulieren. Außerdem ist die Wasserdampfabgabe der Zellen nach den Interzellularen im Blatte nicht bloß als eine physikalische Erscheinung zu betrachten, sondern auch als ein vitales Phänomen. Viele Beobachtungen sprechen für eine solche Auffassung. Die Blätter vermögen nämlich infolge der pumpenden Wirksamkeit der Zellen im Blattgewebe sogar gegen einen nicht unbeträchtlichen hydrostatischen Druck Wasser aufzusaugen, wie die schönen Versuche von Dixon (I) lehren.

Durch den Wind erfahren die Pflanzen auch eine bedeutende Steigerung der Transpiration, die nach den experimentellen Untersuchungen Wiesner's (II) sogar hohe Werte erreichen kann; indessen gibt es einige Pflanzen, welche im Gegensatz hierzu im Winde schwächer transpirieren, indem sich ihre Stomata bei Erschütterung schließen. Temperatur, Feuchtigkeit und Bewegung der Luft, diese drei Faktore, machen sich auf sonnenoffenen Wiesen mehr geltend als in den geschlossenen Beständen. Unter diesen drei dürfte jedoch die Feuchtigkeit für sich allein nicht von größerer Bedeutung sein; denn nach den Beobachtungen von Curtis (I) erleidet die Transpiration bei kleinen Veränderungen relativer Luftfeuchtigkeit keine meßbaren Veränderungen, und wie meine zahlreichen Observationen lehrten, sind die Differenzen an verschiedenen Standorten im Durchschnitt sehr gering.

Von weit größerer Bedeutung als diese drei Faktoren dürfte der sehr ungleiche Lichtgenuß sein.

Ein bedeutender Teil der Lichtenergie, welche das Blatt und besonders das Chlorophyll absorbiert, wird in Wärme umgesetzt und beim Verdampfen des Wassers gebunden. Die Rolle, welche hier das Licht spielt, ist zuerst von Wiesner (I) durch eine Reihe Untersuchungen klargestellt worden. Welche bedeutende Energiemengen hier in Betracht kommen, zeigen vor allem die großartig angelegten Untersuchungen, welche Brown (I) zusammen mit Escombe ausgeführt hat. Bei einem Ver-

suche an der Sonnenblume fand dieser Verfasser an einem klaren Augusttage folgende Werte (stets pro Quadratm. und Stunde). Die einfallende Lichtenergie hatte einen Wert von 600000 Grammkalorien, hiervon wurden 166800 beim Verdampfen des Wassers und 3200 bei der Assimilation der Kohlensäure gebunden; das Blatt hatte also 28 % von der gesamten Energie absorbiert, davon waren 27,5 % bei der Transpiration und nur 0,5 % bei der Assimilation verwendet worden. Der „ökonomische Coëffizient" der Pflanzen ist also sehr niedrig, variiert je nach den äußeren Umständen und ist gar kein konstanter Faktor; im diffusen Licht betrug die Totalenergie in einem Falle 60000 Grammkalorien, wovon 57000 oder 95 % absorbiert wurden. Hiervon fanden 55380 Verwendung bei der Transpiration, 1620 bei der Assimilation. Im direkten Sonnenlichte verschiebt sich also die Energieverwendung zum Vorteil der Transpiration. Das Verhältnis zwischen den bei der Transpiration und Assimilation verwendeten Energiemengen war nämlich im Sonnenlichte ungefähr wie 52 : 1, im diffusen Licht wie 34 : 1. Schon hieraus können wir schließen, daß die Pflanzen auf den sonnenoffenen Wiesen und in den Baumbeständen die dargebotene Energie sehr ungleich verwenden. Die Ursachen für die bedeutenden Unterschiede, welche inbezug auf die Transpiration zwischen den sonnenoffenen Wiesen und den geschlossenen Beständen gefunden worden sind, dürften auch meiner Ansicht nach hauptsächlich in dem ungleichen Lichtgenuß zu suchen sein.

Auf den vermutlichen Einfluß des Bodens auf die Transpiration an den ungleichen Standorten werde ich am Schluß des Kapitels etwas eingehen.

Aber wie transpirationsfördernd auch die Bedingungen auf den Wiesen im Vergleich mit denen in den Beständen sind, so verändert sich der äußere und innere Bau der Pflanze doch so sehr an den verschiedenen Standorten, daß sich der Effekt doch nicht ohne weiteres berechnen läßt. In den geschlossenen Beständen finden wir die dünnen, flach ausgebreiteten Blattscheiben, welche geeignet sind, die gesamte Energie zu empfangen; auf den sonnenoffenen Wiesen dagegen nehmen die Blätter ganz andere Lagen ein, sie sind oft mehr oder weniger vertikal aufgerichtet, wie z. B. bei *Majanthemum bifolium*, vielfache Veränderungen in der Exposition und Krümmungen der Blattscheibe kommen zustande, die alle den Effekt erzielen, dem direkten Sonnenlicht möglichst zu entweichen. Die Strahlen treffen gewöhnlich das Blatt unter geneigtem Winkel, wobei die Absorption geringer ist als beim senkrechten Einfall derselben. Die Veränderungen im anatomischen Aufbau sind nicht weniger bedeutend, die Unterschiede aber bei verschiedenen Pflanzen sehr ungleich ausgeprägt. Sie zeigen sich in einer mächtigeren Entwickelung des Hautgewebes, insbesondere ist die Kutikula nicht unbedeutend stärker entwickelt bei den Pflanzen auf den sonnenoffenen Wiesen als bei denjenigen in den Baumbeständen. Das ganze Blatt ist auch dicker, die Palisadenzellen sind länger

und stehen dichter aneinander, und die Interzellularen sind beschränkter. Alle diese Veränderungen werden gewöhnlich als transpirationshemmend angesehen.

Es war mir daher von Anfang an von großem Interesse, zu untersuchen, inwieweit diese Veränderungen im Bau der Pflanzen an den verschiedenen Standorten die Transpiration regulieren konnten. Dies war ein weit schwierigeres Problem als das, über die ungleiche Assimilation eine Vorstellung zu gewinnen. Hier steht uns nämlich keine so handliche und wertvolle Methode wie die Jodprobe Sachs' zur Verfügung; zwar ist Stahl's Kobaltpapier in vielen Fällen verwendbar, und habe ich auch davon Nutzen gehabt, doch schien mir dieses Verfahren für meine Frage zu ungenau zu sein. Es war direkt nötig, quantitative Bestimmungen auszuführen. Zu diesem Zwecke wandte ich teils Potometer an, teils nahm ich genaue Wägungen mit in Töpfen eingesetzten Pflanzen vor.

Die Potometer waren von einer sehr einfachen Konstruktion. Ein in $^1/_{100}$ cm^3 genau kalibriertes Rohr wurde mittels eines Kautschukpfropfens mit einem U-förmigen weiteren Rohre vereinigt, in dessen anderem Ende die zu untersuchende Pflanze mittels eines gut schließenden Korkes befestigt wurde. Beim Einsetzen der Pflanze wurde immer dafür Sorge getragen, daß sich keine Luftblasen im oberen Teil des U-förmigen Rohres bildeten, welchem Umstande bei einiger Übung auch leicht vorgebeugt werden konnte. Vor und nach dem Versuche wurde die Pflanze gewogen und die Gewichtsdifferenzen beim Schätzen des transpirierten Wassers in Rechnung gezogen, denn bekanntlich entspricht nicht immer die Menge des aufgesogenen Wassers derjenigen des transpirierten, zuweilen wird mehr Wasser abgegeben als aufgesogen, zuweilen trifft auch das Umgekehrte ein. Zweige, Sprossen oder einzelne Blätter wurden von verschiedenen Plätzen gewählt und eine Stunde lang oder auch längere Zeit ins Wasser gesetzt, sodaß sich die Pflanzen vollsaugen konnten. Nach Bestimmung des Gewichtes wurden sie in das Potometer eingeführt, auf ihren natürlichen Standort gesetzt, und die Menge des aufgesogenen Wassers wurde für jede Stunde bestimmt.

Diese Versuche hatten jedoch bloß einen beschränkteren Wert; längere Serien konnten auf diese Weise nicht ausgeführt werden, denn bei einem abgeschnittenen Sproß oder Blatte sinkt immer infolge des unvermeidlichen Welkens die Transpiration mehr und mehr, und etwaige krankhafte Veränderungen sind außerdem noch in Betracht zu ziehen. Für kürzere Versuchszeiten und beim Vergleich zwischen Individuen derselben Art unter verschiedenen Umständen hat jedoch diese Methode immer einen gewissen Wert.

Wie in einem früheren Kapitel gesagt, wurden, um den natürlichen Verhältnissen so nahe wie möglich zu kommen, die Pflanzen in Töpfe eingesetzt. Schon im Vorsommer 1900 wurden einige Versuche in dieser Richtung gemacht, aber von diesen

waren nur wenige gelungen. Im Herbst 1900 pflanzte ich mehrere Pflanzen sorgfältig in Töpfe ein; es wurden nur kleinere Individuen gewählt, das Wurzelsystem und die übrigen unterirdischen Teile wurden so gut wie möglich geschützt. Die Töpfe mit den Pflanzen wurden, um dem Zerbrechen durch Frost vorzubeugen, während des Winters in einen Keller gesetzt und zeitig im Frühling 1901 auf den respektiven Standorten ausgesetzt. Die Individuen von beschatteten Beständen wurden in dem mullreichen Boden dieser Standorte eingepflanzt, diejenigen von den sonnenoffenen Wiesen in den mehr mit Sand gemischten Mull der offenen Plätze gesetzt.

Im Mai 1901 und Mitte Juni desselben Jahres wurden noch mehrere Individuen in Töpfe gesetzt: im allgemeinen gelangen diese Versuche gut, alle Individuen aber, welche ein paar Tage lang Turgescenzveränderungen im Blatte durch Welken gezeigt hatten, und bei welchen also zu vermuten war, daß das Wurzelsystem einen größeren Schaden erlitten hatte, wurden aus der Serie entfernt. Auf diese Weise wurde dafür Sorge getragen, daß nur mit völlig frischen Individuen experimentiert wurde. In der Tat hatten auch meine Versuchspflanzen ein sehr schönes Aussehen erhalten, besonders da, wo sie im Schatten standen, es waren viele wirklich stattliche Individuen unter ihnen.

Keine Pflanze wurde zum Versuch genommen, ehe sie nicht wenigstens zwei Wochen auf dem sonnenoffenen, resp. beschatteten Standort gestanden, und dabei ein völlig frisches Aussehen behalten hatte. Auch nach dem Abschluß des Versuches standen die Pflanzen noch mehrere Wochen völlig frisch und dieselben Individuen konnten daher diesen Sommer mehrmals zu Transpirationsversuchen verwandt werden. Ich hoffe also, daß ich mit so gesunden Pflanzen, wie unter diesen Umständen überhaupt möglich, experimentiert habe. Daß zwischen Individuen derselben Art auch auf demselben Standort sich Differenzen inbezug auf die Transpiration zeigten, war ja ganz natürlich, es war überhaupt nichts anderes zu erwarten. Die gefundenen Transpirationsdaten können natürlich nicht denselben Anspruch auf Genauigkeit in jeder Hinsicht beanspruchen, wie die unter sehr guten Versuchsbedingungen im Laboratorium angestellten Versuche, besonders war es unmöglich, allen individuellen Schwankungen vorzubeugen, und dies umsomehr, als die Pflanzen von verschiedenen Standorten genommen worden waren. Die gefundenen Daten sind jedoch im allgemeinen so einförmig und eindeutig, daß die individuellen Schwankungen auf das Hauptresultat meiner Untersuchungen sicherlich nicht eingewirkt haben.

Wegen der großen Mühe, die solche Versuche erforderten, war es natürlich schwer, Transpirationsversuche an mehreren Standorten anzustellen, ich begnügte mich daher, meine Versuche an zwei Standorten vorzunehmen, die als sehr charakteristisch für die Laubwiesen angesehen werden konnten, nämlich auf einer sonnenoffenen Wiese und in einem stark und dicht geschlossenen Haselhain. Diese zwei Standorte waren in den

Sommern 1899 und 1900 inbezug auf Temperatur und Feuchtigkeit sehr genau studiert worden, mit Hinsicht auf die relative Feuchtigkeit war im Durchschnitt kein Unterschied zwischen beiden gefunden worden, die Temperatur aber war in dem Haselhain ein wenig niedriger. Auf der sonnenoffenen Wiese genossen die Pflanzen beinahe den ganzen Tag das gesamte Tageslicht, bloß spät am Nachmittag waren die Versuchspflanzen von einer Heuscheune schwach beschattet; im Haselhain war der Lichtgenuß sehr reduziert und betrug am Mittag $\frac{1}{60}-\frac{1}{65}$. Da ich bloß eine Wage hatte, mußten die Pflanzen von dem beschatteten Standorte in die kleine Hütte getragen werden, hierbei wurden sie ein paar Minuten dem vollen Sonnenlichte ausgesetzt, dies dürfte aber die Transpirationszahlen der beschatteten Pflanzen nur so wenig erhöht haben, daß die Veränderung nicht weiter von Bedeutung ist. Es geschieht ja oft auch an windigen Tagen, daß sich die Zweige der Haselsträucher in kräftiger Bewegung befinden und dann der Sonne dann und wann einen Augenblick ungehinderten Zutritt gestatten können. Derartige Schwankungen der Lichtintensität sind in der Natur natürlich unvermeidlich.

Wollte man den natürlichen Verhältnissen so nahe wie möglich kommen, müßte man ja auch dem Boden in den Töpfen denselben Feuchtigkeitsgehalt geben, wie ihn die natürlichen Standorte haben; dies zu realisieren schien indessen sehr schwierig zu sein; deshalb zog ich vor, den Boden so weit es möglich war, bei allen Versuchen ungefähr gleich naß zu halten. Ehe ich eine Transpirationsserie begann, wurden daher alle Versuchspflanzen, so weit es möglich war, gleichmäßig begossen, bis der Boden dem Finger deutlich feucht erschien. Inbezug auf den Wassergehalt dürften sich also die Pflanzen unter optimalen Transpirationsbedingungen befunden haben.

Töpfe von drei verschiedenen Dimensionen wurden dabei angewandt, nämlich die kleinsten mit einem Volumen von zirka 1 l, die mittleren von 2.5 l und die größten von 3,5 l. Je nach der Größe wurden die Individuen in die verschiedenen Töpfe eingesetzt.

Wie vorher erwähnt worden ist, wurden die Töpfe, um die Wasserverdunstung von oben in den Töpfen oder durch die Topfwände zu verhüten, in Zinkgefäße gesetzt. Der Deckel war in zwei Hälften geteilt und wurde mittels Messingklammern am Gefäßrande befestigt. Um einen luftdichten Verschluß zu erzielen, wurde noch der Gefäßrand mit Baumwachs und Paraffin bestrichen. Das Loch, durch welches die transpirierenden Organe emporragten, wurde mit Baumwolle ausgefüllt, diese danach vorsichtig mit einem Gemisch von Wachs und leichtgeschmolzenem Paraffin überstrichen, dadurch war der Lochrand mit den niederen Teilen der Pflanze innig zusammengekittet. Nach einigen mißlungenen Versuchen gelang es mir, diese Operation auszuführen, ohne den Pflanzen den geringsten Schaden zuzufügen. Auch Pflanzen mit empfindlichen und weichen Blattstielen, wie

z. B. *Allium ursinum* litten dabei keinen Schaden und hielten sich nach dieser Operation genau ebenso lange frisch, wie die an natürlichen Standorten stehenden Pflanzen.

Die Töpfe mit Sonnenpflanzen wurden in kleine Löcher im Boden eingesenkt und der Deckel mit frisch abgepflückten Blättern bedeckt, um dadurch die direkte Bestrahlung abzuwehren. Ich hoffe, daß sich infolgedessen die Temperatur in den Töpfen nicht viel von derjenigen des Bodens unterschieden hat.

Einige Vorversuche überzeugten mich, daß ich durch diese Anordnung einen genügenden Verschluß erzielt hatte. Am 18. 6. wurden zwei Töpfe mit feuchter Erde auf die beschriebene Weise in Zinkgefäße eingeschlossen und in Löchern auf der sonnenoffenen Wiese aufgestellt. Folgende Gewichte wurden erhalten:

			A.	B.
18. 6.	1 h 45 m	V. M.	2340,63 gr.	1272,63 gr.
„	6 h 45 m	N. M.	2340,65 gr.	1272.63 gr.
19. 6.	11 h	V. M.	2340,64 gr.	1272,64 gr.
„	7 h 15 m	N. M.	2340,64 gr.	1272.64 gr.
20. 6.	9 h 45 m	V. M.	2340.65 gr.	1272.64 gr.
21. 6.	10 h 40 m	V. M.	2340,65 gr.	1272.66 gr.
22. 6.	9 h	N. M.	2340,86 gr.	1272,70 gr.

Während dieser Versuchszeit war das Wetter teils schön und klar, teils war der Himmel bewölkt, ja es fiel sogar ein schwacher Regen. Beide Töpfe wurden in der Versuchszeit ein wenig schwerer, aber unbedeutend, die Unterschiede an einem Tag liegen innerhalb der Empfindlichkeitsgrenze der Wage. Bei den Transpirationszahlen, die ich erhalten habe, kann der hiervon herrührende Fehler höchstens 0,5 % erreichen, gewöhnlich beträgt er nur einige Hundertteile % und kann also völlig unberücksichtigt bleiben. Die Gewichtsveränderungen dürften hauptsächlich ihren Grund in einiger Bildung von Zinkoxid an den Außenseiten der Topfwände gehabt haben.

Die Fläche der Blätter wurde auf die vorher erwähnte Weise bestimmt, bei den folgenden Versuchen ist die Transpirationssumme nur für eine Fläche berechnet worden, die also bloß eine Seite des Blattes repräsentiert und nicht, wie oft gebräuchlich, Ober- und Unterseite zusammengenommen.

Zuerst werden hier zehn Potometerversuche angeführt, welche alle im Sommer 1899 gemacht worden sind: die Transpirationszahlen sind pro 10 cm² berechnet.

I. 6./7. 1899. 9 h 21 m — 12 h 21 m V. M.
Temperatur und Witterung:
Haselhain.
9 h V. M. 23 °. 87 %.
Sonnenoffene Wiese.
8 h 30 m V. M. 25,5 °. 80 %. Heiter.

		Erste Stunde.	Versuchszeit.	
Geranium silvaticum.	Schatten	3,48 cg.	3,8 cg.	3,77 : 1
„ „	Sonne	13,21 „	16,4 „	4,32 : 1.

II. 4./8. 1899. 11 h 55 m — 12 h 8 m M. — 1 h 55 m N. M.
Versuchsplätze: Offene Wiesen und ein Hain aus Erlen, Eschen, Faulbäumen (*Prunus padus*), Wacholder u. a. (Rel. Lichtgenuß = $\frac{1}{30}$.)

Temperatur und Witterung:
2 h N. M. 17 ° 9. 57 %. Heiter. Frisch N.
Rubus idaeus. Jahressprosse in lebhaftem Wachstum befindlich.
Sonne. 4,44 cg. 2,04 : 1.
Schatten. 2,16 „

III. 4./8. 1899. 12 h 25 m — 12 h 35 m bis 1 h 25 m — 1 h 35 m.
Versuchsplätze: Dieselben wie beim vorigen Versuche.
Solidago virgaurea. Sprosse in lebhaftem Wachstum.
Sonne. 5,43 cg. 5,66 : 1.
Schatten. 0,96 „

IV. 7./8. 1899. 2 h 10 m — 2 h 17 m bis 7 h 10 m — 7 h 17 m N. M.
Versuchsplätze: Dieselben wie beim vorigen Versuche.
Temperatur und Witterung:
2 h N. M. 11 ° 6. 70 %. Fast heiter. Schw. NNO.
Prunus padus. Sonnen- und Schattensprosse mit mehreren Blättern.
Sonne. 3,04. 1,58 : 1.
Schatten: 1,92.

V. 8./8. 1899. 11 h 27 m — 11 h 37 m bis 12 h 27 m — 12 h 37 m.
Versuchsplätze: Innere und äußere Teile eines großen Bestandes aus *Spiraea ulmaria*.
Temperatur und Witterung:
2 h N. M. 13 ° 0. 77 %. Bewölkt.
Spiraea ulmaria.
Sonnenblatt. (Lichtintensität = 0,276), 2,65 cg. 1,56 : 1.
Schattenblatt. („ „ = 0,163). 1,69 „

VI. 9./8. 1899. 10 h 32 m — 10 h 35 m V. M. bis 12 h 32 m — 12 h 35 m N. M.
Versuchsplätze: Haselhain. (Rel. Lichtgenuß = $\frac{1}{40}$) und sonnenoffene Wiese.
Temperatur und Witterung:
2 h N. M. 15 ° 4. 52 %. Heiter. Frisch N.
Ribes alpinum. Reichbelaubte Sprosse von sonnenoffener Wiese und Haselhain.
Sonne. 6,14 cg. 3,41 : 1.
Schatten. 1,80 „

VII. 9./8. 1899. 12 h 50 m — 1 h bis 5 h — 5 h 5 m N. M.
Versuchsplätze: Sonnenoffene Wiese und Haselhain.
Lonicera xylosteum. Reichbelaubte Sprosse von Sträuchern in Sonne und Schatten.
Sonne. 8,23 cg. 2,30 : 1.
Schatten. 3,58 „

VIII. 10./8. 1899. 10 h — 10 h 40 m V. M. bis 12 h — 12 h 40 m N. M.
Versuchsplätze: Sonnenoffene Wiese und Haselhain.
Temperatur und Witterung:
2 h N. M. 15 ° 4. 62 %. Fast heiter. Schw. N. O.
Ribes alpinum. Reichbelaubte Sprosse von Sträuchern aus den respektiven sonnenoffenen und beschatteten Standorten.
Sonne. 5,00 2,28 : 1.
Schatten. 2,19.

IX. 29./8. 1899. 12 h 45 m bis 7 h 45 m N. M.
Versuchsplätze: Sonnenoffene Wiese und Bestand aus Erlen, Eschen, Faulbäumen, Wacholder u. a.
Temperatur und Witterung:
2 h N. M. 15 ° 7. 56 %. Heiter. Schw. N.
Myrtillus nigra. Reichblättrige Sprosse von den respektiven sonnenoffenen und beschatteten Standorten.
Sonne. 3,29 cg. 3,05 : 1.
Schatten. 1,08 cg.

X. 2./9. 1899. 12 h 15 m bis 4 h 45 m N. M.
Versuchsplätze: Sonnenoffene Wiesen und Wacholderbestand.

Temperatur und Witterung:
2h 5m N. M. 14° 6. 89 %. Fast heiter. Fr. S.
Geranium sanguineum. Reichblättrige Sprosse aus den respektiven sonnenoffenen und beschatteten Standorten.
Sonne. 9,06 cg. 1 : 1.
Schatten. 9,01 cg.

Außer No. X zeigen diese alle eine weit lebhaftere Transpiration bei den Pflanzen der sonnenoffenen Wiesen als bei denen in den geschlossenen Strauch- und Baumbeständen, und die Unterschiede erreichen vielfach ganz außerordentliche Werte wie z. B. bei den Versuchen mit *Solidago virgaurea*, wo das Sonnenindividuum 5 bis 6 mal stärker transpirierte als das Individuum im Schatten. Diese Versuche können jedoch keinen tieferen Einblick in die Verhältnisse gewähren, die Methode ist dafür zu roh und läßt keine längeren Versuche zu. Mit den in Töpfen eingesetzten Individuen wurden dagegen ziemlich lange Versuchsserien angestellt, die bisweilen eine ganze Woche oder noch länger dauerten. Bei der Auswahl der Versuchsobjekte wurde so verfahren, daß ich teils solche Arten untersuchte, die auf sonnenoffenen Standorten Palisadenzellen ausbilden, im Schatten aber nur kürzere derartige erhalten oder sogar einen wahren Schattenblattbau bekommen, teils solche schattenliebende, die sowohl in der Sonne als auch im Schatten wachsen können, ohne den anatomischen Bau wesentlich zu verändern, und die auch bei vollem Lichtgenuß keine Palisaden ausbilden.

Zu der ersten Kategorie gehören von den von mir untersuchten Arten *Spiraea ulmaria*, *Geranium silvaticum*, *Fragaria vesca*, *Achillea millefolium*, *Geum rivale*, *Veronica chamaedrys*, *Solidago virgaurea*, *Rubus saxatilis*, die alle auf den sonnenoffenen Wiesen gut fortkommen; diesen schließen sich die Schattenpflanzen *Dentaria bulbifera* und *Stachys silvatica* an. Zu der zweiten Kategorie gehören *Convallaria majalis*, *Actaea spicata*, *Allium ursinum*, *Trientalis europaea*, *Majanthemum bifolium*, *Luzula pilosa* und *Anemone hepatica*. Außerdem wurden einige Versuche mit jungen Individuen von *Calluna vulgaris* gemacht.

Ehe ich auf die nähere Mitteilung meiner Versuchsergebnisse übergehe, mögen vorerst einige Bemerkungen über den anatomischen Bau der Sonnen- und Schattenblätter der untersuchten Arten vorausgeschickt werden.

Spiraea ulmaria. Im Schatten sind die Blätter dieser Art eben und flach ausgebreitet, dünn und von einer ziemlich lichtgrünen Farbe, in der Sonne werden die Blattlappen etwas zusammengebogen und parallel mit den Nerven gefaltet. Im inneren Bau unterscheiden sich die Sonnen- und Schattenblätter sehr voneinander. Die Sonnenblätter sind bedeutend dicker, und haben zwei Reihen ziemlich dichtstehender Palisaden, das Schwammparenchym ist auch ziemlich dicht. Die obere Epidermis hat ziemlich dicke Außenwände und eine deutliche Kutikula. Einzelne Schleimzellen kommen hier und da in der oberen Epidermis vor. Die Schattenblätter, deren Typus in Fig. 13b sehr

ausgeprägt hervortritt, wo ein Blatt aus den am meisten geschlossenen Haselbeständen gewählt ist, weichen hiervon sehr ab. Es kommen daselbst keine deutlichen Palisaden zur Entwickelung, die Assimilationszellen zeigen eine große Neigung trichterförmig zu werden, das Mesophyll ist bedeutend luftreicher und die äußere Epidermiswand sehr dünn. Spaltöffnungen finden sich nur auf der Unterseite des Blattes, von grauen Haaren geschützt, so daß sie sich nicht gut rechnen lassen.

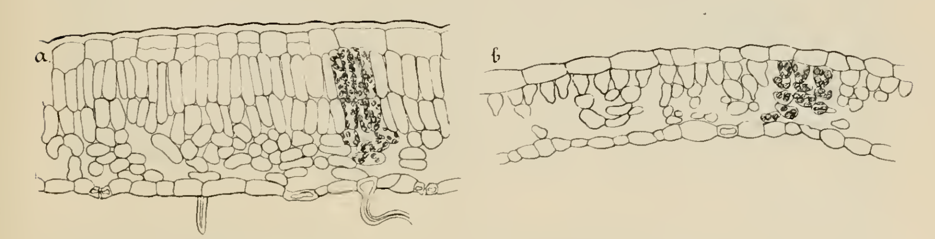


Fig. 13. *Spiraea ulmaria.* a. Sonnenblatt, b. Schattenblatt aus einem Haselhain.

Achillea millefolium. Die Blätter auf den sonnenoffenen Standorten sind ziemlich reich an grauen oder weißen, langen Haaren. Die feinen Lappen der Spreite sind gewöhnlich ein wenig gegeneinander zusammengebogen, im Schatten werden sie dagegen mehr eben ausgebreitet, und die Haare sind da bedeutend spärlicher. Das Sonnenblatt hat eine gut ausgebildete Epidermis, besonders ist die Außenwand sehr dick und die Kutikula ist kräftig entwickelt. Das Mesophyll besteht zum größten Teil aus Palisadenzellen, die schräg gegen die Spitze des Blattlappens gerichtet sind. Das Mesophyll ist sehr locker, und die einzelnen Palisadenzellen liefern gewöhnlich einen breiten Raum zwischen einander. Auf der Oberseite des Blattes sind die Palisaden länger als auf der Unterseite, sonst zeigt das Blatt große Neigung isolateral zu werden. Die Spaltöffnungen finden sich im Niveau der Epidermis. Die Schattenblätter haben eine dünnere Epidermis, die Spaltöffnungen liegen oft ein wenig über dem Niveau der übrigen Zellen erhöht, die Palisaden sind völlig so hoch wie bei dem Sonnenblatte und schräg gegen die Spitze des Blattlappens gerichtet. Das Mesophyll ist im ganzen ein

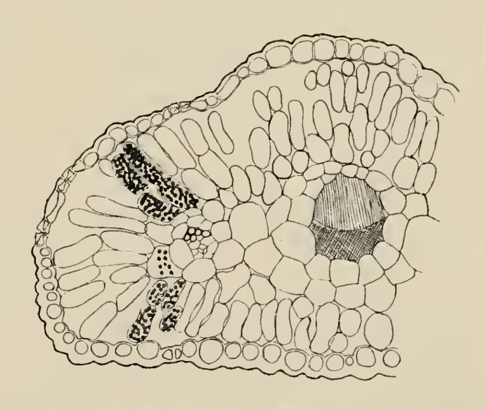


Fig. 14. *Achillea millefolium.* Querschnitt durch ein Blattlappen eines Sonnenblattes.

wenig lockerer als beim Sonnenblatte. Spaltöffnungen kommen auf beiden Seiten des Blattes vor.

Veronica chamaedrys. Im Äußeren ist ein deutlicher Unterschied zwischen den Sonnen- und Schattenblättern, die ersteren sind etwas zusammengebogen und etwas gefaltet, im Schatten sind die Blätter mehr eben und flach ausgebreitet. Das Sonnenblatt hat eine Reihe deutlicher Palisadenzellen, die bisweilen schräg gegen die Blattspitze hin gerichtet sind, die unter diesen liegenden Zellen zeigen auch eine große Neigung palisadenähnlich zu werden, das Mesophyll ist ziemlich locker, sogar die Palisaden liefern große Interzellularen zwischeneinander. Im Schatten der Haselsträucher sind die Palisaden sehr kurz, eine zweite Reihe solcher Zellen kommt nicht zur Ausbildung, das Mesophyll ist ungefähr ebenso luftreich wie bei dem Sonnenblatte, die Epidermiszellen haben dünnere Wände. Spaltöffnungen finden sich hauptsächlich nur auf der Unterseite, im Schatten 205, in der Sonne 251 pro qmm.

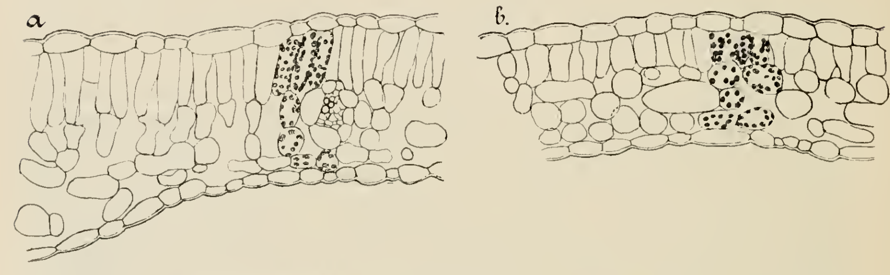


Fig. 15. *Veronica chamaedrys.* a. Sonnenblatt, b. Schattenblatt aus einem Haselhain.

Geranium silvaticum. (siehe Näheres Fig. 11 pag. 408). Im Schatten sind die Blätter horizontal flach ausgebreitet, an sonnenoffenen Wiesen dagegen, besonders da, wo der Boden etwas trocken ist, sind die Blattlappen zusammengebogen und oft gefaltet. Im inneren Bau unterscheiden sich die Blätter ziemlich wenig voneinander, sowohl das Schatten- wie auch das Sonnenblatt hat eine Reihe schöner, gut ausgebildeter Palisaden. Die Palisaden der Schattenblätter sind an der Basis etwas mehr zugespitzt, sonst weichen sie wenig von denjenigen der Sonnenblätter ab. Das Mesophyll des Schattenblattes ist im ganzen lockerer und luftreicher als dasjenige des Sonnenblattes; die Epidermis hat dickere Außenwände. Nur auf der Unterseite kommen Spaltöffnungen vor, in der Sonne 285, im Schatten 200 pro qmm.

Geum rivale. Im Schatten sind die Blätter bedeutend größer und breiter als an den sonnenoffenen Plätzen und haben auch mehr flach ausgebreitete Spreiten. An sonnenoffenen Lokalitäten sind sie ein wenig zusammengebogen. Der Unterschied im anatomischen Bau ist ziemlich ausgeprägt. Die Sonnenform hat eine Reihe schön ausgebildeter Palisaden, und bisweilen gibt es einige schwache Andeutungen zu einer zweiten Reihe, das Schwammparen-

chym ist ziemlich dicht. Im Schatten erhalten die Palisaden eine nur schwache Ausbildung, sie werden ungefähr ebenso breit als lang, das Mesophyll ist im ganzen bedeutend lockerer bei dem Schattenblatte als bei dem Sonnenblatte. Spaltöffnungen kommen an beiden Seiten des Blattes vor. Im Schatten Oberseite 8, Unterseite 160, in der Sonne Oberseite 57, Unterseite 205 pro qmm.

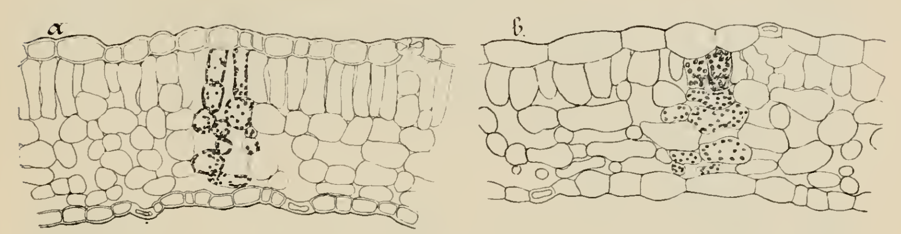


Fig. 16. *Geum rivale.* a. Sonnenblatt, b. Schattenblatt aus einem Haselhain.

Fragaria vesca. Im Äußeren unterscheiden sich die Sonnen- und Schattenblätter dieser Art nicht viel voneinander, in der Sonne sind die Blätter mehr zusammengebogen und sehr schwach gefaltet, im Schatten mehr flach ausgebreitet. Im anatomischen Bau unterscheiden sie sich auch nicht sehr voneinander; zwei Reihen kurzer Palisaden finden sich an der oberen Seite des Blattes sowohl bei der Sonnen- als auch bei der Schattenform vor, das Schwammparenchym besteht aus einem Paar Zellschichten. Das Schattenblatt hat etwas kleinere Chloroplasten und ist lockerer gebaut als das Sonnenblatt, die Außenwände der Epidermiszellen sind dünner, sonst stimmen beide Blätter sehr miteinander überein. Die obere Epidermis ist reichlich mit Schleimzellen versehen. Die Unterseite hat lange, einzellige Haare, mit dicken Wänden, dieselben sind gegen das Blatt gedrückt.

Spaltöffnungen auf der Unterseite des Blattes, von dichtstehenden Haaren geschützt, die reichlicher bei der Sonnenform vorkommen, im Schatten 160, in der Sonne 220 pro qmm.

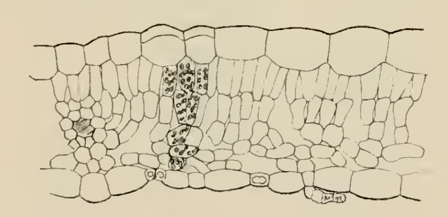


Fig. 17. *Fragaria vesca.* Querschnitt eines Schattenblattes.

Solidago virgaurea. Über den Sonnenblattbau dieser Pflanze geben die auf pag. 409 mitgeteilten Figuren ein Bild. Die Grundblätter sind sehr dick, haben zwei Reihen nicht besonders hoher Palisaden, das Schwammparenchym ist ziemlich stark entwickelt, Spaltöffnungen finden sich an beiden Seiten der Blätter. Die Stengelblätter haben zwei Reihen etwas kürzerer Palisaden, das Schwammparenchym ist auch schwächer, aber reicher an Interzellularen. Im Schatten sind die Blätter bedeutend dünner, die Palisaden sind breiter und liefern größere Interzellularen

zwischen einander, die Epidermiszellen haben bedeutend schwächere Außenwände. Spaltöffnungen finden sich auf beiden Seiten, auf der Unterseite des Blattes in der Sonne 108, auf der Oberseite 74 pro qmm.

Rubus saxatilis. Bei dieser Art sind Transpirationsversuche nur mit der Schattenform angestellt worden. Das Schattenblatt von *Rub. saxatilis* hat eine Reihe schöner Palisaden, das Schwammparenchym hat vielarmige Zellen, nimmt aber keinen größeren Teil des Blattquerschnittes ein. Das Mesophyll ist sehr locker und luftreich. Die Epidermiszellen sind ziemlich groß, die Außenwände sind nicht besonders dünn (siehe übrigens Fig. 11b p. 408). Spaltöffnungen kommen nur auf der Unterseite vor, 145 pro qmm im Schatten.

Convallaria majalis. Die Schattenblätter dieser Pflanze sind flach ausgebreitet und zeigen große Neigung, eine horizontale Lage einzunehmen, die Sonnenblätter dagegen sind tütenförmig zusammengezogen und vertikal gestellt. Das Schattenblatt hat eine tiefgrüne Farbe, das Sonnenblatt ist mehr bleichgrün. Im anatomischen Bau unterscheiden sich die Blätter nicht sehr von einander. Das Mesophyll besteht aus 5—6 Schichten Parenchymzellen, die sich quer gegen die Längsrichtung des Blattes erstrecken, und die durch kleine Ausstülpungen miteinander kommunizieren. Das Mesophyll ist bei den Sonnen- und Schattenblättern nicht besonders locker, jedoch ein wenig dichter bei dem Sonnenblatte. Die Epidermiszellen haben bei dem Sonnenblatte ein wenig dichtere Außenwände als bei dem Schattenblatte. Spaltöffnungen kommen auf beiden Seiten des Blattes vor, ein wenig reicher auf der Unterseite, in der Sonne Oberseite 80, Unterseite 90, im Schatten Oberseite 57, Unterseite 68 pro qmm.

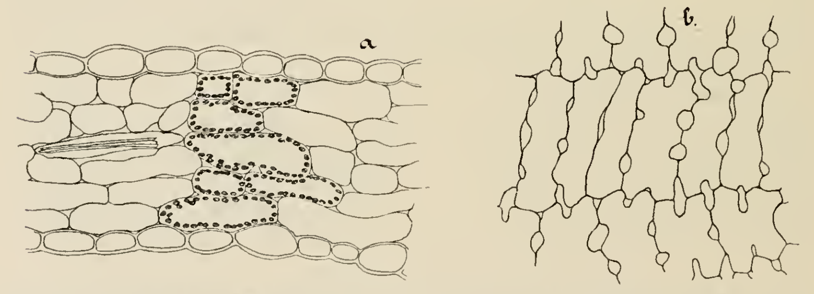


Fig. 18. *Convallaria majalis.* a. Querschnitt eines Sonnenblattes. b. die quergestreckten Mesophyllzellen an der Unterseite des Blattes in Flächenansicht.

Majanthemum bifolium. Im Schatten nehmen die Blätter eine fast horizontale Lage ein, auf den sonnenoffenen Wiesen sind sie vertikal aufgerichtet. Das Schattenblatt hat eine mehr tiefgrüne Farbe als das Sonnenblatt, welches oft fast bleichgrün erscheint. Das Mesophyll des Blattes besteht aus ziemlich gleichförmigen Zellen, an der Oberseite sind dieselben breiter als hoch und haben unregelmäßige, ganz kurze Arme, wodurch sie miteinander kommunizieren, sie stellen eine Art Schwammparenchym-

zellen dar. An der Unterseite haben die Zellen längere Arme und liefern größere Interzellularen zwischen einander. Im anatomischen Bau unterscheiden sich die Blätter nur wenig voneinander. Das Sonnenblatt ist kaum weniger locker gebaut als das Schattenblatt, die Außenwände der Epidermiszellen sind ein

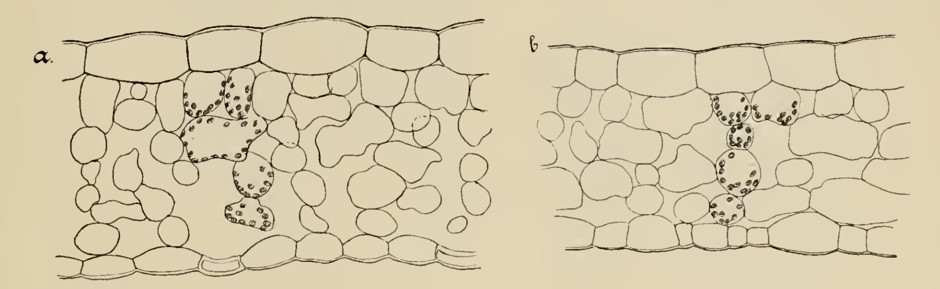


Fig. 19. *Majanthemum bifolium.* a) Sonnenblatt. b) Schattenblatt. Querschnitte.

wenig dicker. Spaltöffnungen kommen nur auf der Unterseite vor, in der Sonne 131, im Schatten 114 pro qmm.

Convallaria majalis und *Majanthemum bifolium* haben im Vergleich mit *Geranium silvaticum*, *Fragaria* und den meisten anderen Versuchspflanzen ein ziemlich dichtes Mesophyll.

Paris quadrifolia. Die Blätter sind im Schatten horizontal ausgebreitet, auf den sonnenoffenen Wiesen sind sie bleich und stark zusammengebogen. Das Blatt hat einen sehr lockeren Bau und das Mesophyll besteht aus ziemlich gleichförmigen Zellen, die stets breiter als hoch sind und kurze, gedrungene Arme haben. Auf der Unterseite befindet sich ein schönes Schwammparenchym. Spaltöffnungen kommen nur auf der Unterseite vor.

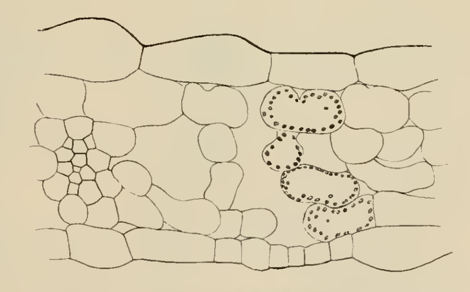


Fig. 20. *Paris quadrifolia.* Schattenblatt.

Allium ursinum. Im Schatten sind die Blätter schräg aufwärts gebogen, und zwar so, daß ein großer Teil der Blattspreite eine fast horizontale Lage einnimmt; an mehr sonnenoffenen Standorten stehen dagegen die Blätter vertikal aufwärts gerichtet. Sonnen- und Schattenblätter unterscheiden sich im anatomischen Bau nur wenig voneinander. An der (biologischen) Oberseite besteht das Mesophyll aus quergestreckten Zellen, die mit groben Ausstülpungen miteinander kommunizieren, auf der Unterseite haben die Zellen einen Schwammzellenhabitus mit längeren Armen.

Das Blatt nähert sich im anatomischen Bau *Convallaria majalis.* Spaltöffnungen kommen nur auf der Unterseite des Blattes vor, im Schatten 91, in der Sonne 80 pro qmm.

Die Sonnenblätter haben einen ebenso lockeren Bau und ebenso dünne Epidermiswände wie die der Schattenform.

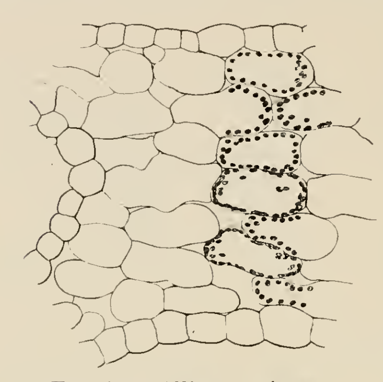


Fig. 21. *Allium ursinum.* Sonnenblatt. Fibrovasalteile nicht gezeichnet.

Trientalis europaea. An schattigen Standorten sind die Blätter flach ausgebreitet, an sonnenoffenen schwach zusammengebogen und mehr oder weniger schräg aufwärts gerichtet. Das Blatt zeigt einen ganz einfachen Bau, auf der Oberseite stehen kurze, gedrungene palisadenähnliche Zellen, und unter ihnen befindet sich ein aus drei Zellschichten bestehendes Schwammparenchym. Sonnen- und Schattenblätter sind einander beinahe völlig gleich, bei dem Sonnenblatte haben die Epidermiszellen unbedeutend dickere Außenwände. Spaltöffnungen kommen nur auf der Unterseite vor, im Schatten 80, in der Sonne 108 pro qmm.

Actaea spicata. Auf den beschatteten Standorten sind die Blätter flach ausgebreitet mit ebenen Blattspreiten, auf den sonnenoffenen Wiesen sind sie oft buckelig und ein wenig zusammengebogen. Das Mesophyll besteht aus einer Schicht breiter, kurzer Armpalisaden, unter diesen liegt ein drei- bis vierschichtigtes Schwammparenchym, dessen Zellen an der Unter-

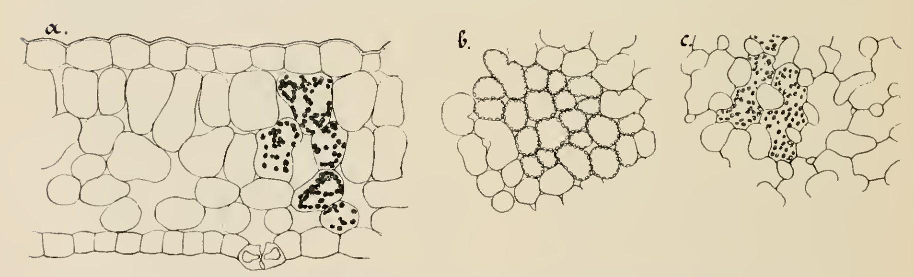


Fig. 22. *Trientalis europaea.* a) Querschnitt durch ein Sonnenblatt. b) Oberes, c) unteres Parenchym in Flächenansicht.

seite des Blattes sehr schön sternförmig ausgebildet sind. Sonnen- und Schattenblätter sind im inneren Bau einander gleich, bei dem Sonnenblatte haben die Epidermiszellen ein wenig dickere Außenwände. Spaltöffnungen finden sich nur auf der Unterseite des Blattes vor, sie sind sehr weit, im Schatten 51, in der Sonne 108 pro qmm.

Anemone hepatica. Die Blätter sind an beschatteten Standorten eben und flach ausgebreitet, an den sonnenoffenen Wiesen

sind die Blattlappen zusammengebogen und buckelig. Das Mesophyll besteht aus einer Schicht ziemlich schöner Armpalisaden, und die Zellen der am nächsten darunter liegenden Schicht

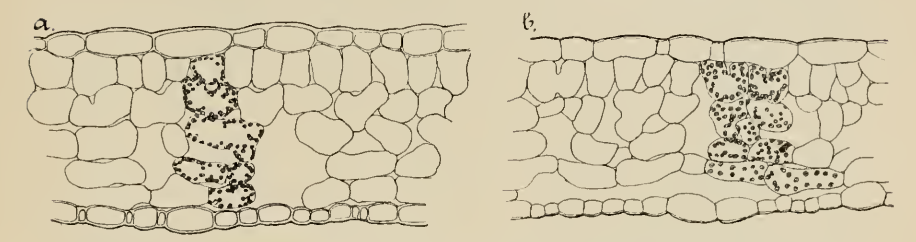


Fig. 23. *Actaea spicata.* a) Blatt von einem Exemplar auf einer sonnenoffenen Wiese. b) Blatt aus einem Haselhain.

zeigen auch eine Neigung armpalisadenähnlich zu werden, darunter findet sich ein schönes Schwammparenchym aus vielarmigen, sternförmigen Zellen. Die Epidermiszellen haben dicke Außenwände mit einer gut ausgebildeten Kutikula. Spaltöffnungen gibt es hauptsächlich auf der Unterseite des Blattes, auf der Oberseite 10, auf der Unterseite 103 pro qmm im Schatten.



Fig. 24. *Anemone hepatica.* Querschnitt durch ein Schattenblatt.

Stachys silvatica. An den beschatteten Standorten sind die Blätter flach ausgebreitet, wenig buckelig und nehmen eine horizontale Lage ein an den sonnenoffenen Standorten stehen sie schräg aufwärts und sind zusammengekrümmt und bucklig. Das Mesophyll besteht aus einer Reihe ganz kurzer, an der Basis schwach verschmälerter Palisaden und einem schönen Schwammparenchym aus zwei bis drei Zellschichten. Nur an der Unterseite des Blattes kommen Spaltöffnungen vor, welche ein wenig über dem Niveau der Epidermis emporragen. Die Schatten- und Sonnenblätter unterscheiden sich im anatomischen Bau nur wenig voneinander. Die Palisaden sind kürzer, oft sind nur zwei Schichten Schwammparenchymzellen ausgebildet, die Epidermis hat bei der Schattenform ein wenig

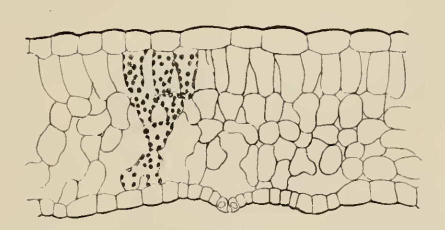


Fig. 25. *Stachys silvatica.* Querschnitt durch ein Sonnenblatt.

dünnere Außenwände als bei der Sonnenform. Spaltöffnungen gibt es sowohl auf der Ober- als auf der Unterseite des Blattes, im Schatten Oberseite 131, Unterseite 189, pro qmm.

Luzula pilosa. Im Äußeren unterscheiden sich die Schatten- und Sonnenblätter nur wenig voneinander, die Sonnenblätter sind kleiner und etwas mehr bleichgrün. Das Blatt hat an der oberen Seite eine großzellige Epidermis aus sehr hohen Zellen bestehend, hier finden sich keine Spaltöffnungen; an der unteren Seite sind die Epidermiszellen niedriger, die Spaltöffnungen, welche von zwei Nebenzellen umgeben sind, liegen in bestimmten Reihen. Das Mesophyll ist inmitten des Blattes sehr luftreich, aber arm an Chloroplasten, die Zellen sind schön sternförmig, sie sterben gewöhnlich bald ab und geben zu Luftkanälen zwischen den Fibrovasalsträngen Anlaß. An der oberen Seite stehen die Zellen ziemlich dicht aneinander, an der unteren sind sie schön netzförmig miteinander vereinigt, daselbst kommen ziemlich große Interzellularen vor. Spaltöffnungen nur auf der Unterseite, im Schatten 74 pro qmm.

Dentaria bulbifera. In der Sonne sind die Blattlappen schwach zusammengebogen, rinnenförmig, im Schatten flach



Fig. 26. *Luzula pilosa.* Querschnitt aus dem mittleren Teile eines Blattes.



Fig. 27. *Dentaria bulbifera.* Schattenblatt. Querschnitt.

ausgebreitet. Große, breite, palisadenähnliche Zellen bilden eine Reihe auf der oberen Seite des Blattes. In der Sonne sind sie länger und ein wenig schmäler als im Schatten. Schwammparenchym sehr luftreich und ziemlich mächtig ausgebildet. Epidermiszellen dünnwandig. Spaltöffnungen finden sich hauptsächlich auf der Unterseite des Blattes, im Schatten 143 pro qmm.

Calluna vulgaris. Mit dieser inbezug auf den Blattbau ziemlich eigentümlichen Pflanze wurde ein Transpirationsversuch gemacht. Bekanntlich ist das Blatt fest gegen den Stamm angedrückt und stark zusammengebogen, so daß sich die morphologische Unterseite nur als eine Rinne an der dem Stamme entgegengesetzten Seite zeigt, nur hier finden sich die Spaltöffnungen in vertikalen Reihen angeordnet. Der Eingang der Rinne ist außerdem mit kleinen, steifen Haaren versehen. Das Mesophyll ist sehr locker, inmitten des Blattes befindet sich ein großer lufterfüllter Raum. Die inneren Wände der meisten

Epidermiszellen sind verschleimt. Nur an den dem Lichte zugewendeten Teilen der morphologischen Oberseite des Blattes finden sich ziemlich lockerstehende Palisadenzellen.

Die Transpirationsversuche wurden, wo möglich, in der Weise ausgeführt, daß ich stets Pflanzen mit Palisaden und solche mit einem minder scharf differenziertem Blattbau zum Vergleich wählte.

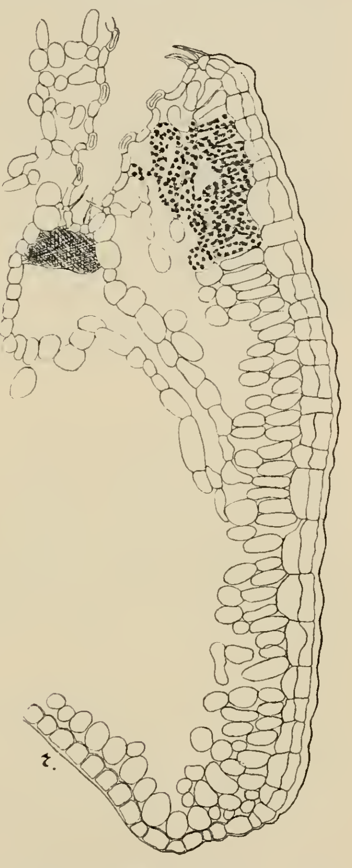


Fig. 28. *Calluna vulgaris.* Querschnitt aus dem mittleren Teile eines Blattes. r. Morphologische, an den Stamm angedrückte Oberseite des Blattes. Die Fibrovasalteile im Innern des Blattes nicht gezeichnet.

Als erste Versuchsreihe werde hier eine solche mit folgenden Arten angeführt: *Actaea spicata*, *Trientalis europaea*, *Majanthemum bifolium*, *Spiraea ulmaria* und *Veronica chamaedrys*. Die verdunstete Wassermenge ist für jeden Tag in der nachstehenden Tabelle angegeben.

Die Transpirationszahlen sind, teils auf das Trockengewicht (pro 1 g Trockengewicht = *Trg.* in der Tabelle), teils auf dieselbe Blattfläche (pro 10 cm² = *Fl.* in der Tabelle) reduziert worden. Diese Versuchsserie dauerte nämlich vom Vormittag des 29. Juni bis zum Vormittag des 6. Juli, nur *Actaea spicata*, Sonnenform, und *Trientalis europaea*, Schattenform, welche durch den heftigen Wind am 3. Juli 1901 beschädigt worden waren, wurden vorher aus der Serie entfernt. Es war im allgemeinen schönes, heiteres Wetter an den Versuchstagen, die näheren Daten stehen in der Tabelle angeführt. Einige Bemerkungen über die Versuchsindividuen werden vorausgeschickt.

Actaea spicata hatte sich im Frühling auf einem beinahe völlig sonnenoffenen Standorte entfaltet. Nur ein einziges Blatt war entwickelt, Blattfläche 85,8 cm², Trockengewicht 0,4830 g. Dieses Exemplar wurde Anfang Juni in einen Topf eingepflanzt. Es zeigten sich keine Turgescenzveränderungen.

Trientalis europaea, Sonnenform, war Ende Mai in einen ziemlich unentwickelten Zustand in einen Topf eingesetzt worden. Kleines, aber sehr schönes Individuum. Blattfläche 18,3 cm², Trockengewicht 0,1223 g.

Trientalis europaea, Schattenform, war im September 1900 in einen Topf eingesetzt worden, entwickelte sich vom Ende April in dem Haselhain. Sehr schönes, ziemlich großblättriges Individuum. Blattfläche 90,9 cm², Trockengewicht 0,1807 g.

Majanthemum bifolium, Sonnenform. Ein Erdklumpen wurde im Juni in einen großen Topf eingesetzt. Fünf aufgerichtete, vertikal stehende Blätter waren entwickelt. Bis zur Mitte August sind keine krankhaften Veränderungen wahrgenommen worden. Hatte 14 Tage in dem Topf gestanden, ehe die Versuchsserie begann. Blattfläche 57,2 cm^2, Trockengewicht 0,2963 g, die Blattspreiten allein 0,2781 g.

Majanthemum bifolium, Schattenform. Ein Erdklumpen mit zwei Sprossen wurde Mitte Juni in einen Topf eingesetzt. Krankhafte Veränderungen sind nicht wahrgenommen worden. 14 Tage nach dem Einpflanzen wurde die Versuchsserie begonnen. Blattfläche 32,3 cm^2, Trockengewicht 0,1042 g.

Spiraea ulmaria, Sonnenform, wurde im Mai eingepflanzt, als die Blätter noch sehr wenig entwickelt waren, vier Blätter, von welchen eins während des Versuches abgeschnitten wurde. Schönes Individuum. Blattfläche 232,0 cm^2, Trockengewicht 1,1544 g, die Blattspreiten allein 1,0236 g.

Spiraea ulmaria, Schattenform, wurde im Mai in einen Topf gesetzt. Schönes Individuum. Zwei große Blätter. Blattfläche 179,7 cm^2, Trockengewicht 0,6266 g, die Blattspreiten allein 0,4434 g.

Veronica chamaedrys, Sonnenform, zwei kleine Individuen wurden Mitte Juni in einen großen Topf eingesetzt. Kein Welken unmittelbar nach dem Umpflanzen. Keine etwaigen krankhaften Veränderungen. Blattfläche 17,7 cm^2, Trockengewicht 0,1189 g.

Veronica chamaedrys, Schattenform, wurde Mitte Juni in den Topf eingepflanzt. Schönes Schattenindividuum. Blattfläche 22,7 cm^2, Trockengewicht 0,0805 g.

Es fanden sich also in dieser Serie Repräsentanten der beiden Arten Pflanzen, nämlich *Veronica chamaedrys* und *Spiraea ulmaria*, die auf den sonnenoffenen Standorten ein schönes Palisadenparenchym entwickeln, *Actaea spicata*, *Majanthemum bifolium* und *Trientalis europaea*, die keine Palisaden haben, und deren Sonnen- und Schattenblätter sich bezüglich des anatomischen Baues ziemlich gleich verhalten. Die Beobachtungsergebnisse sind in der nachstehenden Tabelle enthalten. (Siehe nächste Seite.)

Um aber die Resultate besser und schärfer hervortreten zu lassen, habe ich an der Tafel Fig. 29 die Transpirationssummen pro 10 cm^2 für jeden Tag angegeben. Beim Betrachten dieser Tafel fällt es sofort in die Augen, daß die Transpirationszahlen für die drei Gruppen 1. Sonnenpflanzen mit Palisadenparenchym, 2. ebensolche ohne Palisadenparenchym und 3. Schattenpflanzen sich auf drei verschiedene Gruppen verteilen. Am meisten haben die Sonnenpflanzen mit Palisaden transpiriert, *Spiraea ulmaria* und *Veronica chamaedrys*, danach kommen die Sonnenformen, die keine Palisaden entwickeln, zu welchen sich noch *Allium ursinum* zählt, mit dem einige Versuche angestellt worden sind, und zuletzt folgen die sehr wenig transpirierenden Schattenpflanzen, deren Kurven einander sehr nahe kommen.

Die Transpirationssummen pro 10 cm^2 für die vier ersten Tage waren:

Spiraea ulmaria,	Sonne	550,38 cg.
Veronica chamaedrys	„	493,85 „
Allium ursinum	„	305,17 „
Trientalis europaea	„	292,93 „
Actaea spicata	„	285,30 „
Majanthemum bifolium	„	285,13 „

Transpirationsserie I.

29./6, 10h 45 — 12h 10m vorm. bis 6./7. 8h 52m — 10h vorm.

Die übrigen Wägungen sind in den Vormittagsstunden 9h — 10h 30m vorgenommen worden.

	Actaea spicata S.		*Trientalis europaea* S.		*Trientalis europaea* Sch.		*Majanthemum bifolium* S.		*Majanthemum bifolium* Sch.		*Spiraea ulmaria* S.		*Spiraea ulmaria* Sch.		*Veronica chamaedrys* S.		*Veronica chamaedrys* Sch.	
	Fl. cg	Trg. g	Fl. cg	Trg. g	Fl. cg	Trg. g	Fl. cg	Trg. g	Fl. cg	Trg. g	Fl. cg	Trg. g	Fl. cg	Trg. g	Fl. cg	Trg. g	Fl. cg	Trg. g
30. Juni	70,51	12,73	71,58	10,63	13,31	6,70	65,73	12,68	9,91	3,07	115,82	23,08	14,19	4,07	106,78	15,89	15,00	4,22
1. Juli	76,92	13,67	79,23	11,77	15,40	7,74	73,60	14,20	10,21	3,17	151,78	30,24	17.25	4,95	143,00	21,27	19,38	5.46
2. „	61,53	10,93	60,66	9,01	15,95	8,02	58,39	11,30	15,78	4,89	130,52	26,00	15,74	4.50	97,17	14,46	18,90	5,33
3. „	76.34	13.56	81,46	12,09	18,81	9,46	87.41	16,88	18.89	5,85	152,26	30,35	20,03	5,75	146.90	21,87	28,19	7,95
4. „	—	—	70,00	10.39	—	—	85,65	16.54	21.05	6,53	153,78	34,24	25,04	7.47	120.34	17,91	32,14	8,94
5. „	—	—	103,28	15,34	—	—	107,16	20,69	28.48	8.83	185,07	41.20	34,33	9.85	164,97	24.55	45,37	12,76
6. „	—	—	74,86	11,12	—	—	93,53	18.05	26.31	8,16	187.88	41.83	30,44	8.73	188.14	28.00	33.48	9.44

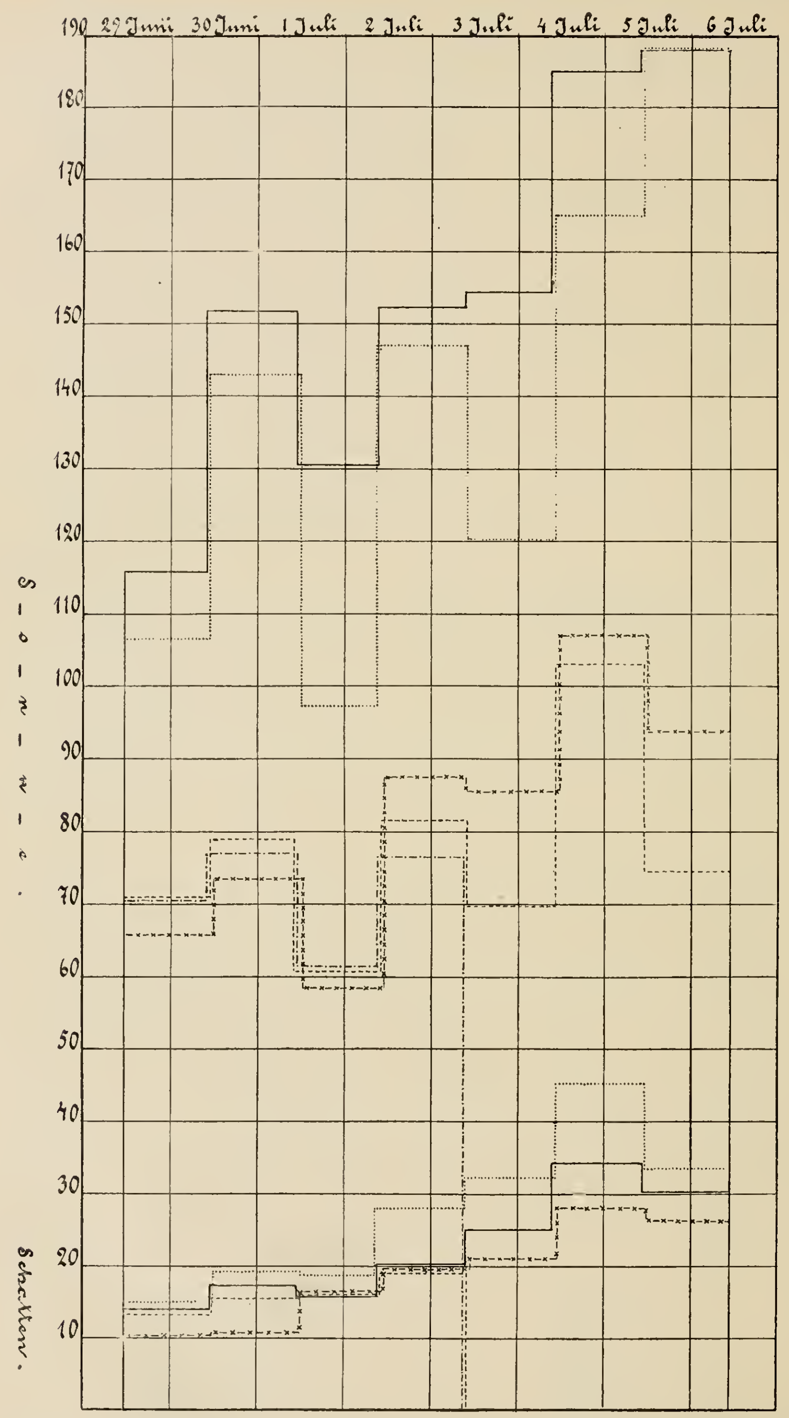


Fig. 29. Die Tafel zeigt die Transpirationssummen einiger Versuchspflanzen an. ——— *Spiraea ulmaria.* ········ *Veronica chamaedrys.* ×—×— *Majanthemum bifolium.* — — — — — *Trientalis europaea.* — · — · — *Actaea spicata.*

Veronica chamaedrys,	Schatten	81,47	cg
Spiraea ulmaria	"	67,21	"
Trientalis europaea	"	63,47	"
Majanthemum bifolium	"	54,76	"

Die vier in dem anatomischen Bau des Blattes sehr nahe aneinander kommenden Pflanzen, *Actaea spicata*, *Allium ursinum*, *Majanthemum bifolium* und *Trientalis europaea* haben ziemlich gleichmäßig transpiriert. *Spiraea ulmaria* und *Veronica chamaedrys* haben viel lebhafter, *Spiraea* beinahe doppelt so viel wie *Majanthemum* transpiriert. Im Schatten, wo die Unterschiede im anatomischen Baue geringer sind, kommen die Transpirationswerte einander näher, als in der Sonne, sowohl absolut als auch relativ genommen.

Tag	Uhr	t ⁰	f.	Max.	Min.		
29./6.	8	16,4	75			Sonnenschein.	Ziemlich frisch N.
"	2	16,3	74			"	" " "
"	9	—	—	17,0	8,0	Um 11 Uhr 11,0 98 %.	Schwach "
30./6.	8	15,4	62			Sonnenschein.	Schwach N.
"	2	17.6	66			"	" "
"	9	—	—	18,0	10,0	Um 11,30 Uhr 11,7 94 %.	Ruhig.
1./7.	8	14,2	86			Bewölkt. 0,1 mm Reg. währ. d. Nacht.	Schw. N.
"	2	16,1	70			Sonnenschein.	Schwach N.
"	9	11,7	73	17,0	11,0	Himmel wolkenfrei.	" "
2./7.	8	14,8	72			Sonnenschein.	Schwach N.
"	2	17,8	55			"	Ziemlich frisch "
"	9	12,2	90	18,0	10,0	Himmel wolkenfrei.	Schwach "
3./7.	8	13,8	78			Sonnenschein.	Frisch N.
"	2	14,6	70			"	" "
"	9	11,1	76	15,0	11,0	Himmel wolkenfrei.	" "
4./7.	8	13,5	76			Sehr schwach bewölkt.	Frisch N.
"	2	15,2	56			" " "	" "
"	9	13,5	46	—	—	" " "	" "
5./7.	8	16,8	50			Sonnenschein.	Schwach N.
"	2	18,0	53			"	" "
"	9	14,3	55	20,0	10,0	Himmel wolkenfrei.	Ruhig.
6./7.	8	16,3	68			Sonnenschein.	Schwach N.
"	2	21,8	39			"	Ruhig.
"	9	17,6	65	24,0	11,0	Himmel wolkenfrei.	Schwach W.

Ein Vergleich zwischen der Figur und der obenstehenden Tabelle läßt den Einfluß der Witterung auf die Transpiration ziemlich klar erkennen. Vom 30./6. morgens bis zum 1./7. morgens war es trockener und ein wenig wärmer als vom 29./6. bis 30./6. Die Transpiration war auch bei allen Pflanzen bedeutend lebhafter, obwohl in dieser Nacht ein sehr schwacher Regen fiel. Am 1. Juli war es ziemlich feucht, am Mittag 70 %,

nicht besonders warm, und, wie die Kurventafel zeigt, senkte sich bei allen Arten die Transpiration an sonnenoffenen Standorten mehr als im Schatten. Am 2. Juli war die Luft ziemlich trocken, 55 % um zwei Uhr, den ganzen Tag war es völlig heiter und die Transpiration stieg auch bei allen Pflanzen. Der 3. Juli war kühl, die Temperatur betrug nur 14°6 um 2 Uhr, es war ziemlich feucht, 70 %, und der Wind war sehr frisch. Bei den Arten der sonnenoffenen Standorte sank die Transpiration außer bei *Spiraea ulmaria*[1]. Bei denjenigen der beschatteten Standorte wurde dagegen die Transpiration ein wenig lebhafter. Vielleicht bedeutet für diese Pflanzen der Wind als transpirationsbefördernder Faktor mehr als für die Sonnenformen. Am 4. Juli war es ein wenig wolkig, aber ziemlich trocken, um 2 Uhr 15°2 und 56 %, um neun Uhr 13°5 und 46 %, und am Morgen 5./7. um 8 Uhr 15°0 und 50 %. Die Transpiration stieg auch bedeutend bei allen Pflanzen, um sich wieder zu senken. Eine Ausnahme machten *Spiraea* und *Veronica*, diese zeigten eine sehr schwache Steigerung. Dessen ungeachtet war es am 5./7. ziemlich trocken, vielleicht haben wir die Ursache der Transpirationssenkung in dem ruhigeren Wetter zu suchen. Es zeigt sich bei den Pflanzen eine ziemlich schöne Variation, je nach den äußeren Bedingungen. Die ungleiche Feuchtigkeit scheint hierbei von ziemlich großer Bedeutung zu sein; da aber auch Temperatur, Beleuchtung und Wind gleichzeitig wechselten, ist es unmöglich, völlig klar hierüber zu werden.

Von größtem Interesse ist die unzweifelhafte Übereinstimmung zwischen Transpirationsstärke und dem anatomischen Baue der Blätter. Die Blätter mit Palisaden haben bei den Versuchen am meisten transpiriert. Dies geht auch aus folgenden Transpirationsserien hervor[2].

Transpirationsserie II.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Geranium silvaticum, Sonnenform, wurde im Mai in einen Topf versetzt. Fünf Blätter waren entwickelt und zeigten einen ausgeprägten Sonnenblatthabitus. Die Spitzen der Blattlappen waren rötlich gefärbt. Blattfläche 98,2 cm², Trockengewicht 0,6732 g, die Blattspreiten allein 0,5556 g.

Allium ursinum, Sonnenform, wurde von einer aus Humus bestehenden Versuchsfläche in der Sonne aus in einen Topf eingesetzt, erste Woche im Juni. Keine etwaigen Turgescenzveränderungen sind wahrgenommen worden. Nur ein einziges Blatt war entwickelt, welches schwach zusammengebogen und vertikal aufwärts gerichtet war. Blattfläche 29,0 cm², Trockengewicht 0,1510 g.

Allium ursinum, Schattenform, wurde im Mai in einen Topf gesetzt, drei etwas kleine, sonst aber sehr schöne Blätter waren entwickelt, dieselben nahmen eine fast horizontale Lage ein. Blattfläche 65,8 cm², Trockengewicht 0,2098 g.

---

[1] Dies dürfte hauptsächlich darin seinen Grund gehabt haben, daß ein kleines Blatt von der Versuchspflanze entfernt worden war, was gewöhnlich die Transpiration bei den übrigen Blättern ein wenig steigert.

[2] Die Transpirationszahlen pro 10 cm² Blattfläche sind in cg, pro 1 gr Trockengewicht in g angegeben. Wenn zwei solche Kolumnen mit g vorhanden sind, gibt die erste die Zahlen pro Trg. der ganzen Pflanze, die zweite pro Trg. der Blattspreiten allein an.

Transpirationsserie II.

21./6. 7—8 h N. M. bis 22./6. 7—8 h N. M.

Temperatur und Witterung:

21./6.	9 h N. M.	12° 4	83 %	Ruhig.	Heiter.
22./6.	8 h V. M.	17° 4	57 %	„	„
„	2 h N. M.	23° 0	38 %	„	„
„	9 h N. M.	11° 9	96 %	„	„

Geranium silvaticum,	Sonne.	130,00 cg.	18,92 g.
Allium ursinum,	Sonne.	88,62 cg.	17,02 g.
„ „	Schatten.	31,61 cg.	9,91 g.

Es zeigt sich hier wieder dieselbe Übereinstimmung zwischen Bau und Transpirationsgröße. *Geranium silvaticum* mit Palisadenparenchym hat bedeutend mehr als *Allium ursinum* transpiriert. Noch eine andere Serie, umfassend *Geranium silvaticum*, in der Sonne und im Schatten, *Rubus saxatilis*, Schatten und *Convallaria majalis*, Sonne und Schatten, läßt dasselbe klar hervortreten.

Transpirationsserie III.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Geranium silvaticum, Sonnenpflanze, wurde im Mai in einen Topf gesetzt. Sieben schöne Blätter. Sonnenblatthabitus ausgeprägt. Blattfläche 141,6 cm², Trockengewicht 0,6955 g, die Blattspreiten allein 0,5448 g.

Geranium silvaticum, Schattenpflanze, ein sehr schönes, kräftiges Individuum, wurde im Mai in einen Topf gepflanzt. Viele, sehr große und schöne Blätter. Blattfläche 470,6 cm², Trockengewicht 1,9017 g, die Blattspreiten allein 1,3933 g.

Rubus saxatilis, Schattenpflanze, wurde im Mai, als noch die Blattanlagen klein waren, in einen Topf gesetzt. Drei große, schöne Blätter wurden entwickelt. Blattfläche 97,0 cm², Trockengewicht 0,3739 g.

Convallaria majalis, Sonnenform, die Versuchsindividuen wurden im September in einen Topf gesetzt. Es waren drei blatttragende Sprosse, zwei mit zwei Blättern und einer mit einem Blatte. Ausgeprägter Sonnenblatthabitus. Blattfläche 50,5 cm², Trockengewicht 0,2441 g.

Convallaria majalis, Schattenform, wurde im September in einen Topf gesetzt. Seit Ende April hatten die Individuen im Haselhaine gestanden. Nur ein einziger Sproß mit zwei lebhaft grünen Blättern. Blattfläche 38,9 cm², Trockengewicht 0,1242 g.

Transpirationserie III.

29./6. 7—8 h N. M. bis 3./7. 7—8 h N. M.

Temperatur und Witterung: siehe Tabelle Seite 431.

Geranium silvaticum	(Sonne)	567,09 cg.	115,45 g.
„ „	(Schatten)	95,39 cg.	23,60 g.
Rubus saxatilis	(Schatten)	90,92 cg.	23,58 g.
Convallaria majalis	(Sonne)	302,78 cg.	62,27 g.
„ „	(Schatten)	80,89 cg.	25,93 g.

Ehe ich jedoch auf nähere Schilderung dieser Versuchsergebnisse und auf eine Diskussion über die gewonnenen Daten übergehe, will ich hier zuerst meine wichtigsten Transpirationsserien vom Sommer 1901 mitteilen und auch zwecks leichterer Beurteilung derselben die Versuchspflanzen in der Kürze beschreiben.

Transpirationsserie IV.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Geranium silvaticum, Sonnenform. Dieselbe Pflanze wie in Serie III.
„ „ Schattenform. Dieselbe Pflanze wie in Serie III.

Solidago virgaurea, Sonnenform. Das Versuchsindividuum wurde im Mai (21./5.) in einen Topf gesetzt und entwickelte sich völlig normal, wie die übrigen an sonnenoffenen Standorten stehenden Individuen. Zur Versuchszeit war ein ziemlich hoher Stengel entwickelt und die Blütenknospen zeigten sich in den Winkeln der obersten Blätter. Blattfläche 113,6 cm².

Trientalis europaea. Dasselbe Versuchsindividuum wie in Serie I.

Transpirationsserie IV.

10./7. 10 h 20 m — 12 h V. M. bis 15./7. 7—8 h N. M.

Temperatur und Witterung:

10./7.	8 h V. M.	21°8	51 %	Heiter.	Ruhig.
„	2 h 10 m N. M.	24°5	34 %	„	Schw. S.
„	9 h N. M.	18°5	50 %	„	Ruhig.
11./7.	8 h V. M.	24°8	48 %	„	Schw. S.
„	10 h 45 m V. M.	29°4	29 %	„	Schw. S.
„	2 h N. M.	18°8	59 %	„	Schw. NO.
„	9 h N. M.	15°7	92 %	Fast „	Ruhig.
12./7.	8 h V. M.	20°8	63 %	„	Schw. NNO.
„	2 h N. M.	21°2	65 %	„	Schw. NNO.
„	9 h N. M.	14°2	92 %	„	Ruhig.
13./7.	8 h V. M.	19°9	73 %	„	„
„	2 h N. M.	21°5	44 %	„	Schw. SW.
„	9 h N. M.	16°3	89 %	„	„ „
14./7.	8 h V. M.	20°6	83 %	Fast „	Ruhig.
„	2 h N. M.	20°0	73 %	„	Fr. N.
15./7.	2 h N. M.	21°2	72 %	„	Schw. O.
„	9 h N. M.	15°1	100 %	Bewölkt.	Ruhig.

Geranium silvaticum	(Sonne)	1097,50 cg	238,75 g	312,21 g.
„ „	(Schatten)	143,47 cg	35,50 g	48,38 g.
Solidago virgaurea	(Sonne)	882,56 cg	74,45 g	117,38 g.
Trientalis europaea	(Sonne)	550,00 cg	81,43 g	—

Transpirationsserie V.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Geranium silvaticum, Sonnenpflanze. Dasselbe Individuum wie in Serie IV.

Geranium silvaticum, Schattenpflanze. Dasselbe Individuum wie in Serie IV.

Fragaria vesca, Sonnenform. Wurde Mitte Juni in einen Topf gesetzt. Kleines Individuum mit zwei Blättern, die eine tiefgrüne Farbe mit schwach rötlichem Anstrich haben. Es wurden gar keine krankhaften Veränderungen wahrgenommen. Blattfläche 15 cm², Trockengewicht 0,1050 g.

Fragaria vesca, Schattenpflanze. Das Versuchsindividuum wurde Mitte Juni in einen Topf gepflanzt. Drei ebene, lichtgrüne Blätter waren entwickelt. Blattfläche 36,5 cm², Trockengewicht 0,1205 g.

Dentaria bulbifera. Das Versuchsindividuum wurde im September 1900 in einen Topf gepflanzt. Es entwickelte sich seit Ende April im Haselhain. Sehr schönes Individuum, dasselbe blühte Ende Juni und entwickelte später sogar einige Früchte. In den meisten Blattachseln fanden sich kleine Bulbillen. Blattfläche 102,2 cm², Trockengewicht 0,6609 g.

Allium ursinum. Schattenform. Das Versuchsindividuum wurde im April 1901 in einen Topf gepflanzt. Vier schöne, große, tiefgrüne Blätter waren entwickelt. Blattfläche 199,7 cm², Trockengewicht 0,6889 g, die Blattspreiten allein 0,5039 g.

Actaea spicata. Ein kleines Individuum wurde Mitte Juni in einen Topf eingesetzt. Es sind gar keine Turgescenzveränderungen wahrgenommen worden. Blattfläche 32,7 cm², Trockengewicht 0,0825 g, die Blattspreiten allein 0,0695 g.

Transpirationsserie V.

Temperatur und Witterung: Siehe Serie IV.

11./7. 7—9 h N. M. bis 15./7. 7—9 h N. M.

Geranium silvaticum	(Sonne)	614,17 cg	183,18 g	239,59 g
" "	(Schatten)	98,00 cg	35,58 g	48.38 g
Fragaria vesca	(Sonne)	838,66 cg	119,81 g	—
" "	(Schatten)	107,94 cg	42,70 g	—
Dentaria bulbifera	(Schatten)	145,78 cg	22,39 g	—
Allium ursinum	(Schatten)	74,58 cg	29,58 g	—
Actaea spicata	(Schatten)	88,38 cg	34,39 g	—

Transpirationserie VI.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Achillea millefolium. Sonnenform. Es wurden Mitte Juni mehrere schöne Sprosse in einen Topf eingesetzt. Mehrere Blätter wurden entwickelt, die in ihrem Aussehen völlig mit den auf sonnenoffenen Standorten gewöhnlichen übereinstimmten. In der Versuchszeit waren neun Blätter völlig entwickelt. Bei dieser Pflanze war es unmöglich, die Blattfläche zu bestimmen, die Blätter wurden darum gewogen, da aber die Blattstiele infolge der reichen Entwickelung von Stereom ziemlich schwer sind, so wurde auch das Trockengewicht der transpirierenden Blattspreiten ermittelt. Die Transpirationssumme ist sowohl für die ganzen Blätter als auch für die Blattspreiten allein berechnet worden. Trockengewicht 0,5641 g, die Blattspreiten allein 0,4347 g.

Achillea millefolium. Schattenform. Zwei Sprosse mit je drei schönen breiten Schattenblättern wurden Mitte Juni eingesetzt. Besonders schöne Individuen. Trockengewicht 0,8536 g, die Blattspreiten allein 0,4964 g.

Convallaria majalis. Sonnenform. Zwei Sprosse wurden im September in einen Topf gepflanzt und seit April entwickelten sie sich auf demselben sonnenoffenen Standort. Sehr schöne Individuen. Blattfläche 48,3 cm^2, Trockengewicht 0,2467 g.

Convallaria majalis. Schattenform. Ein Sproß wurde im September in einen Topf gesetzt. Seit Ende April 1901 in dem Haselhain entwickelt. Schönes Individuum mit großen, breiten Blättern. Blattfläche 115,1 cm^2, Trockengewicht 0.2945 g.

Spiraea ulmaria. Sonnenform. Mitte Juni in einen Topf eingesetzt. Drei, ziemlich schmale Blätter waren entwickelt, ausgeprägter Sonnenblatthabitus. Blattfläche 96,0 cm^2, Trockengewicht 0,8897 g. Blattspreiten allein 0,7031 g.

Spiraea ulmaria. Schattenform. Im Mai in einen Topf gesetzt. Fünf große, breite, schöne Blätter. Blattfläche 354,1 cm^2, Trockengewicht 1,2515 g, die Blattspreiten allein 0,9145 g.

Majanthemum bifolium. Dasselbe Individuum wie in Serie I.

Majanthemum bifolium. Schattenform. Ein Sproß wurde Mitte Juni in einen Topf eingesetzt. Nur ein einziges Blatt wurde entwickelt. Blattfläche 19,7 cm^2, Trockengewicht 0,0665 g.

Stachys silvatica. Sonnenform. Zwei Individuen wurden im Mai in einen Topf gepflanzt. Sie entwickelten sich sehr schwach auf dem sonnenoffenen Standort. Zwei Sprosse, 10,5 cm mit vier Blattpaaren und 3,5 cm mit drei Blattpaaren. Blätter klein, buckelig, etwas zusammengebogen, bleichgrün. Blattfläche 89,8 cm^2, Trockengew. 0,5138 g, die Blattspreiten allein 0.3804 g.

Stachys silvatica. Schattenform. Gleichzeitig mit der Sonnenform in einen Topf eingesetzt. Zwei Sprosse, 26,5 cm mit fünf, 24,0 cm mit vier Blattpaaren. Die Blätter groß und eben ausgebreitet. Blattfläche 401,9 cm^2, Trockengewicht 0,5481 g, die Blattspreiten allein 0,2639 g.

Luzula pilosa. Sonnenform. Wurde Mitte Juni eingepflanzt. Fünf Sprosse mit zusammen 24 größeren und kleineren Blättern. Blattfläche 99.1 cm^2, Trockengewicht 0,5677 g.

Luzula pilosa. Schattenform. Wurde im Mai eingepflanzt. Zwei schöne Sprosse. Blattfläche 60,6 cm^2, Trockengewicht 0,2729 g.

Transpirationsserie VI.

25./7. 6 h 35 m — 8 h 59 m N. M. bis 26./7. 6 h 20 m—8 h 15 m N. M.

Temperatur und Witterung.

25./7.	2h N. M.	26° 9	53 %	Heiter.	SO.
„	9h N. M.	18° 5	83 %	„	Schw. „
26./7.	8h V. M.	23° 4	62 %	„	„ „
„	2h N. M.	25° 5	49 %	„	„ „
„	9h N. M.	17° 6	86 %	„	Ruhig.

Achillea millefolium.	Sonne.	—	28,34 cg.	34,23 cg.
„ „	Schatten.	—	6,33 cg.	10,87 cg.
Convallaria majalis.	Sonne.	157,97 cg.	30,92 cg.	
„ „	Schatten.	21,72 cg.	8,49 cg.	—
Spiraea ulmaria.	Sonne.	227,55 cg.	24,64 cg.	31,08 cg.
„ „	Schatten.	34,36 cg.	10,00 cg.	13,68 cg.
Majanthemum bifolium.	Sonne.	112,88 cg.	20,32 cg.	—
„ „	Schatten.	25,38 cg.	7,52 cg.	—
Stachys silvatica.	Sonne.	118,04 cg.	20,63 cg.	27,86 cg.
„ „	Schatten.	12,57 cg.	—	—
Luzula pilosa.	Sonne.	129,16 cg.	22,55 cg.	—
„ „	Schatten.	19,47 cg.	4,32 cg.	—

Transpirationsserie VII.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Geum rivale. Sonnenform. Wurde Mitte Juni in einen Topf eingepflanzt. Zahlreiche, schöne Blätter. Blattfläche 277,1 cm², Trockengewicht 2,2774 g, die Blattspreiten allein 2,1994 g.

Geum rivale. Schattenform. Wurde im Mai eingepflanzt. Besonders schönes Individuum mit 14 großen, breiten Blättern. Blattfläche 533,1 cm², Trockengewicht 2,3911 g, die Blattspreiten allein 1,8750 g.

Convallaria majalis. Dasselbe Versuchsindividuum wie in Serie Nr. III.

Transpirationsserie VII.

27./7. 10h 10m—10h 30m V. M. bis 7h 23m—7h 30m N. M.

Temperatur und Witterung.

27./7.	8h V. M.	19° 0	92 %	Fast heiter.	Schw. N.
„	2h N. M.	25° 6	68 %	„ „	Schw. O.
„	9h N. M.	19° 6	88 %	Fast bewölkt.	„ „

Geum rivale.	Sonne.	121,57 cg.	15,12 g	16,83 g.
„ „	Schatten.	12,13 cg.	2,71 g	3,50 g.
Convallaria majalis.	Schatten.	12,56 cg.	4,02 g	—

Transpirationsserie VIII.

Dieselben Versuchsindividuen wie in Serie VI.

Transpirationsserie VIII.

29./7. 12h 25m N. M.—1h 37m N. M. bis 8h 10m—8h 40m N. M.

Temperatur und Witterung.

29./7.	8h V. M.	22° 8	74 %	Fast heiter	Fr. SW.
„	2h N. M.	24° 1	66 %	„ „	Fr. S.
„	9h N. M.	20° 0	94 %	Fast bew.	Ruhig.

Achillea millefolium.	Sonne.	—	7,34 g	9,29 g
„ „	Schatten.	—	1,62 g	2,80 g
Convallaria majalis.	Sonne.	20,70 cg	4,05 g	4,05 g
„ „	Schatten.	3,56 cg	1,39 g	1,39 g

Transpirationsserie IX.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Die Versuchsindividuen 1—14 sind dieselben wie in den Transpirationsserien VI—VIII.

Paris quadrifolia. Schattenpflanze. Im September 1900 wurde ein sehr langer Rhizom davon in einen Topf gesetzt. Besonders schönes Individuum. Steril. Blattfläche 97,5 cm², Trockengewicht 0,3206 g.

Convallaria majalis. Schattenform. Letzte Versuchspflanze in der Serie dieselbe wie in Serie VII.

Transpirationsserie IX.

30./7. 9h 50m—12h 50m bis 2./8. 10h 15m—12h 55m.

Temperatur und Witterung.

30. 7.	8h V. M.	22° 1	73 %	Fast heiter.	Schw. NW.
„	2h N. M.	25° 8	63 %	„ „	„ „
„	9h N. M.	20° 2	78 %	Heiter	Ruhig.
31./7.	8h V. M.	23° 3	66 %	„	Schw. SW.
„	2h N. M.	21° 6	55 %	„	Fr. NW.
1. 8.	1h 23m V. M.	15° 2	99 %	„	Schw. W.
„	8h V. M.	20° 1	54 %	„	Schw. N.
„	2h N. M.	24° 0	45 %	„	Schw. S.
„	9h N. M.	15° 4	98 %	„	Schw. S.
2. 8.	8h V. M.	21° 4	69 %	„	Schw. S.
„	2h N. M.	23° 8	45 %	„	Fr. S.

Achillea millefolium.	Sonne.	—	87.58 g	114,53 g
„ „	Schatten.	—	14.46 g	24.68 g
Convallaria majalis.	Sonne.	414,70 cg	81,18 g	81,18 g
„ „	Schatten.	49,96 cg	20.52 g	20,52 g
Spiraea ulmaria.	Sonne.	511,25 cg	55,33 g	69,79 g
„ „	Schatten.	81,93 cg	23.25 g	32,23 g
Majanthemum bifolium.	Sonne.	187,99 cg	33,82 g	36,02 g
„ „	Schatten.	57,50 cg	17,29 g	17,29 g
Stachys silvatica.	Sonne.	300,33 cg	52,43 g	70,90 g
„ „	Schatten.	41,20 cg	—	—
Luzula pilosa.	Sonne.	344,61 cg	60,22 g	60,22 g
„ „	Schatten.	43,72 cg	9,71 g	9,71 g
Geum rivale.	Sonne.	469,58 cg	57,13 g	59,15 g
„ „	Schatten.	82,34 cg	18,36 g	21,91 g
Paris quadrifolia.	Schatten.	66,50 cg	20,11 g	—
Convallaria majalis.	Schatten.	64,24 cg	19,71 g	19,71 g

Transpirationsserie X.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Anemone hepatica. Schattenpflanze. Im Mai in einen Topf eingesetzt. Drei schöne Blätter. Blattfläche 24,3 cm²

Anemone hepatica. Schattenpflanze. Im Mai in einen Topf eingepflanzt. Zwei etwas größere Blätter 23,1 cm²

Fragaria resca. Sonnenform. Mitte Juni in einen Topf eingepflanzt. In der Versuchszeit waren vier Blätter entwickelt. Blattfläche 34,2 cm², Trockengewicht 0,2159 g.

Fragaria resca. Schattenform 1. Mitte Juni in einen Topf eingesetzt. Schönes Individuum. Blattfläche 75,8 cm², Trockengewicht 0,2568 g, die Blattspreiten allein 0,2035 g.

Fragaria resca. Schattenform 2. Dasselbe Individuum wie in Serie V.

Luzula pilosa. Schattenform. Im Mai in einen Topf eingesetzt. Schönes Schattenindividuum mit langen, schlanken Blättern. Blattfläche 55,5 cm² Trockengewicht 0,1801 g.

Majanthemum bifolium. Schattenform 1. Dasselbe Individuum wie in Serie I.

Majanthemum bifolium. Schattenform 2. Dasselbe Individuum wie in Serie VI.

Convallaria majalis. Schattenform 1. Drei Sprosse mit einem Blatte. Sept. 1900 in einen Topf eingepflanzt. Seit Ende April hatten die Individuen in dem Haselhain gestanden. Blattfläche 68,0 cm², Trockengewicht 0,2250 g.

Convallaria majalis. Schattenform 2. Ein Sproß mit zwei Blättern. Gleichzeitig mit der vorhergehenden Pflanze in einen Topf gepflanzt und so in den Haselhain gestellt. Blattfläche 47,7 cm², Trockengewicht 0,1586 g.

Transpirationsserie X.

18./8. 11h — 12h 30m V. M. bis 6h 45m—8h N. M.

Temperatur und Witterung.

19./8.	8h V. M.	18° 0	69 %	Fast heiter.	Fr. W.
„	2h N. M.	22° 0	49 %	„ „	„ „
„	9h N. M.	16° 2	77 %	„ „	Schw. NO.

Anemone hepatica.	Schatten.	20,57 cg	—
„ „	Schatten.	25,97 cg	4,36 g
Fragaria vesca.	Sonne.	80,49 cg	12,74 g
„ „	Schatten.	21,90 cg	6,46 g
„ „	„	16,84 cg	5,36 g
Majanthemum bifolium.	„	9,29 cg	2,83 g
„ „	„	10,15 cg	3,05 g
Luzula pilosa.	„	12,61 cg	7,00 g
Convallaria majalis.	„	9,65 cg	2,89 g
„ „	„	13,00 cg	3,90 g

Transpirationsserie XI.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Anemone hepatica, *Fragaria vesca* dieselben wie in Serie X.

Majanthemum bifolium. Dasselbe Individuum wie Nr. 2 in der Serie X.

Luzula pilosa. Dasselbe Individuum wie in Serie VI.

Convallaria majalis. Dasselbe Individuum wie Nr. 2 in der Serie X.

Transpirationsserie XI.

22./8. 10h 45m—12 h V. M. bis 23./8. 9h 35m—11h 25m V. M.

Temperatur und Witterung:

22. 8. 8h V. M.	17° 4	81 %	Sehr schw. bewölkt	Ruhig.
„ 2h N. M.	22° 0	55 %	Fast heiter	Schw. S.
23./8. 9h V. M.	16° 6	79 %	Bewölkt	Fr. NW.
„ 2h N. M.	19° 0	53 %	Heiter	Fr. NNW.

Anemone hepatica.	Schatten.	18,10 cg	—
„ „	„	19,48 cg	3,25 g
Fragaria vesca.	Sonne.	103,21 cg	16,35 g
„ „	Schatten.	30,87 cg	9,11 g
„ „	„	30,70 cg	9,89 g
Majanthemum bifolium.	„	20,00 cg	5,86 g
Luzula pilosa.	„	9,90 cg	2,20 g
Convallaria majalis.	„	16,35 cg	4,92 g

Transpirationsserie XII.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Dieselben Individuen wie in der vorhergehenden Serie.

Transpirationsserie XII.

21./8. 5h 13m—5h 25m V. M. bis 26. 8. 12h —12h 20m N. M.

Temperatur und Witterung:

21. 8. 2h N. M.	16° 0	78 %	Fast heiter.	Fr. N.
„ 9h N. M.	13° 6	95 %	Heiter.	Ruhig.
22. 8. 8h V. M.	17° 4	81 %	Sehr schw. bew.	„
„ 2h N. M.	22° 0	55 %	Fast heiter.	Schw. S.
23./8. 9h V. M.	16° 5	79 %	Bewölkt.	Fr. NW.
„ 2h N. M.	19° 0	53 %	Heiter.	Fr. NNW.
24./8. 8h V. M.	13° 6	72 %	Bewölkt.	„ „
„ 2h N. M.	15° 4	51 %	Heiter.	„ „
26. 8. 8h V. M.	15° 7	81 %	Bewölkt.	Schw. SW.
„ 2h N. M.	20° 0	68 %	Heiter.	Fr. SW.

Fragaria vesca.	Sonne.	360,98 cg	72,95 g
„ „	Schatten.	144,44 cg	42,63 g
„ „	„	240,84 cg	44,32 g

Transpirationsserie XIII.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Geranium silvaticum. Sonnenpflanze. Nachdem die Blätter nach einer vorigen vollendeten Serie abgeschnitten worden waren, entwickelten sich wieder viele neue Blätter. Blattfläche 173 cm², Trockengewicht 0,8335 g.

Geranium silvaticum. Schattenpflanze 1. Seit Mai im Topfe. Viele Blätter waren entwickelt. Blattfläche 142 cm², Trockengewicht 0,4345 g.

Geranium silvaticum. Schattenpflanze 2. Im Mai in einen Topf eingesetzt. Zahlreiche Blätter. 190,9 cm², Trockengewicht 0,6471 g.

Spiraea ulmaria. Sonnenpflanze. Nachdem an dem Versuchsindividuum in der Serie 1 die Blätter abgeschnitten worden waren, entwickelten sich viele neue Blätter. Blattfläche 394,7 cm², Trockengewicht 2,6530 g, die Blattspreiten allein 2,1607 g.

Convallaria majalis. Dasselbe Individuum wie in Serie III.

Calluna vulgaris. Zwei kleine, junge Individuen wurden Mitte Juli in einen Topf eingesetzt. Trockengewicht 0,7579 g.

Transpirationsserie XIII.

29./8. 10h 40m—11h 20m V. M. bis 6h 40m—7h 15m N. M.

Temperatur und Witterung;

29./8.	8h V. M.	16° 4	83 %	Heiter.	Schw. SW.
„	11h 45m V. M.	18° 6	63 %	Fast heiter.	„ O.
„	6h 30m N. M.	13° 0	89 %	„ „	Ruhig.

Geranium silvaticum.	Sonne.	110,50 cg	12,05 g
„ „	Schatten.	17,32 cg	5,75 g
„ „	Schatten.	12,88 cg	5,27 g
Fragaria vesca.	Sonne.	96,49 cg	15,28 g
Spiraea ulmaria.	„	52,39 cg	7,79 g
Convallaria majalis.	„	28,27 cg	5,56 g
Calluna vulgaris.	„	—	3,49 g

Transpirationsserie XIV.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Paris quadrifolia. Sonnenpflanze. Im September 1900 wurde ein kräftiger Sproß in einen Topf gepflanzt, seit Ende April entwickelte sich das Individuum. Infolge der stark sonnenoffenen Lage erreichte es nur eine schwache Entwickelung. Die Blätter waren bleich und stark zusammengebogen. Blattfläche 18,6 cm², Trockengewicht 0,0506 g.

Paris quadrifolia. Dasselbe Individuum wie in Serie IX. Besonders schön.

Allium ursinum. Schatten- und Sonnenformen dieselben wie in Serie V.

Convallaria majalis. Schatten- und Sonnenformen dieselben wie in Serie V.

Transpirationsserie XIV.

21./6. 9h 50m—12h V. M. bis 23./6. 7h 50m—8h 30m N. M.

Temperatur und Witterung:

21./6.	8h V. M.	17° 6	58 %	Heiter.	Schw. S.
„	2h N. M.	20° 4	58 %	„	„ „
„	9h N. M.	12° 4	83 %	„	Ruhig.
22./6.	8h V. M.	17° 4	57 %	„	„
„	2h N. M.	23° 0	38 %	„	„
„	9h N. M.	11° 9	96 %	„	„
23./6.	8h V. M.	19° 0	68 %	„	„
„	2h N. M.	20° 6	58 %	„	Schw. O.
„	9h N. M.	13° 9	96 %	„	Ruhig.

Allium ursinum.	Sonne.	245,52 cg
„ „	Schatten.	135,25 cg
Convallaria majalis.	Sonne.	195,01 cg
„ „	Schatten.	86,19 cg
Paris quadrifolia.	Sonne.	202,14 cg
„ „	Schatten.	150,35 cg

Hiermit sind die wichtigsten meiner Transpirations-Serien mitgeteilt. Die bekanntgegebenen Daten beziehen sich teils auf dieselbe Oberfläche, teils auf dasselbe Trockengewicht. Es drängt sich einem nun die Frage auf: Inwieweit können diese Berechnungs-Methoden Anwendung finden, wenn man einen wahren Ausdruck für die Transpiration erhalten will? Ein Blick auf die Tabellen zeigt, daß die Trans-

pirationswerte verschieden ausfallen, je nach der ungleichen Berechnungsmethode, in vielen Fällen findet eine Umkehrung der relativen Transpirationsgrößen statt, wenn die vorher für dieselbe Blattfläche berechneten Transpirationszahlen auf dasselbe Trockengewicht bezogen und umgerechnet werden.

Bei der Berechnung des Flächeninhaltes der transpirierenden Organe einer Pflanze sind stets nur die Blätter berücksichtigt worden, der Flächeninhalt der Blattstiele etc. wurde dabei außer acht gelassen. Der hierdurch entstehende Fehler dürfte jedoch sehr unbedeutend sein, die physiologischen Erfahrungen, ebenso die anatomischen Untersuchungen zeigen, daß die Blätter die eigentlichen Transpirationsorgane sind. Durch Wegnahme der Blätter hörte die Steigung des Wassers im Stengel auf, wenn Dixon (1) mit Pflanzen in einer dampfgesättigten Atmosphäre experimentierte. Da es nicht möglich war, den besonderen Anteil der Blattstiele, Stengel etc. bei der Transpiration zu bestimmen, so glaube ich, daß es richtiger ist, dieselben hierbei unberücksichtigt zu lassen und die Transpiration nur nach dem Flächeninhalt der Blattspreiten zu berechnen. Die Fehler würden ohne Zweifel größer werden, wenn die Transpirationssummen nach der Gesamtfläche berechnet würden und die ungleichen Organe als gleich transpirierend angesehen würden.

Die Berechnung nach demselben Flächeninhalt hat auf jeden Fall ihren großen Wert. Die ungleiche Dicke des Blattes ist in vielen Hinsichten ein Ausdruck für die Anpassung der Pflanzen an äußere Bedingungen, je dünner die lichtabsorbierenden Organe sind, desto mehr Licht wird ceteris paribus von derselben Blattmasse absorbiert. Wenn wir aber die physiologischen Leistungen des Blattes nach demselben Flächeninhalt berechnen und ungleich gebaute Blätter miteinander vergleichen, so ist der Vergleich nicht einwandfrei; ein qcm eines Blattes repräsentiert nämlich nicht immer dieselbe Zahl Zellen, wenn wir z. B. ein Sonnen- und ein Schattenblatt miteinander nach dem Flächeninhalt vergleichen, so vergleichen wir in den meisten Fällen eine ungleiche Zahl von Zellen.

Für das nähere Studium der Anpassungserscheinungen erbietet also ein Vergleich der physiologischen Leistungen derselben Blattfläche den besten und richtigsten Ausgangspunkt in vielen Fällen. Wenn ein Sonnenblatt per qcm mehr Assimilaten bildet als ein Schattenblatt bei derselben Beleuchtung, so zeigt dies, daß das Sonnenblatt einen größeren Teil der gebotenen Energie anwenden kann. Wollen wir dagegen die ungleichen Arten in Hinsicht auf die verrichtete Arbeit vergleichen, so ist das einzig richtige, die Zahl und Größe der lebenden Zellen zu berücksichtigen. Dies ist indessen so gut wie unmöglich auszuführen. Das Trockengewicht kann ein Ausdruck für die Zahl und Größe der Zellen angesehen werden, aber mit vielen Fehlern beladen. Das eine Blatt enthält z. B. relativ mehr tote Zellen, Stereombündel etc., als das andere etc. Tatsächlich haben auch die nach demselben Trockengewicht berechneten Trans-

pirationswerte oft eine unregelmäßige Variation gezeigt, während die nach derselben Blattfläche berechneten Werte gute und unzweideutige Ergebnisse geliefert haben.

Zuerst werden hier die nach demselben Flächeninhalt berechneten Werte näher in Betracht gezogen. Wenn diese auch einen ziemlich großen Wechsel aufweisen, so haben sich doch immer zwei Erscheinungen bei allen Serien gezeigt, nämlich erstens die im Vergleich mit den Sonnenpflanzen sehr geringe Transpiration der Schattenpflanzen und zweitens das unerwartete Verhältnis, daß die Blätter mit Palisaden an sonnenoffenen Standorten mehr transpirieren als solche, die keine so scharfe Differenzierung im Blattbau haben. Unsere Untersuchungen datieren im allgemeinen von heiteren Tagen, wo wahrscheinlich die Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenpflanzen ausgeprägter sind, als an trüben. Die Unterschiede zwischen den Pflanzen der beschatteten Standorte und denjenigen der sonnenoffenen Wiesen sind oft sehr groß. Aus den angeführten Tabellen werden hier folgende Werte angeführt:

29./6.—3./7.:
Spiraea ulmaria 8,19 : 1,00.
Veronica chamaedrys 6,07 : 1,00.
Majanthemum bifolium 5,20 : 1,00.
Trientalis europaea 4,62 : 1,00.

29./6.—3./7.:
Geranium silvaticum 5,95 : 1,00.
Convallaria majalis 3,24 : 1,00.

21./6.—22./6.:
Allium ursinum 2,80 : 1,00.

10./7.—15./7.:
Geranium silvaticum 7,66 : 1,00.

11./7.—15./7.:
Geranium silvaticum 6,17 : 1,00.
Fragaria vesca 7,77 : 1,00.

25./7.—26.7.:
Stachys silvatica 9,00 : 1,00.
Convallaria majalis 7,18 : 1,00.
Spiraea ulmaria 6,70 : 1,00.
Luzula pilosa 6,40 : 1,00.
Majanthemum bifolium 4,52 : 1,00.

27./7.:
Geum rivale 10,16 : 1,00.

30./7.—2./8.:
Convallaria majalis 8,30 : 1,00.
„ „ 6,50 : 1,00.
Spiraea ulmaria 6,22 : 1,00.
Stachys silvatica 7,30 : 1,00.
Luzula pilosa 7,81 : 1,00.
Geum rivale 5,73 : 1,00.

29./7.:
Convallaria majalis 5,20 : 1,00.

19./8.:
Fragaria vesca 3,70 : 1,00.
„ „ 4,77 : 1,00.

22./8.:
Fragaria vesca 3,32 : 1,00.
„ „ 3,32 : 1,00.

21./8.—26./8.:
Fragaria vesca 2,50 : 1,00.
„ „ 2,56 : 1,00.

29./8.:
Geranium silvaticum 6,53 : 1,00.
„ „ 8,54 : 1,00.

Aus allen diesen Zahlen geht hervor, daß an heiteren Sommertagen, falls der Boden genug Feuchtigkeit enthält, die Transpiration an sonnenoffenen Standorten diejenige im Schatten mit höchst bedeutenden Werten übertrifft. Die Unterschiede sind größer, als man vielleicht hätte erwarten sollen. Die Sonnenformen können sogar bisweilen zehnmal mehr Wasser pro Tag abgeben als die Schattenpflanzen. Prüfen wir die Erhöhung der Transpiration bei verschiedenen Arten näher, so finden wir eine ziemlich unregelmäßige Variation, doch scheinen die Arten,

welche denselben oder wesentlich denselben Bau in Sonne und Schatten haben, keine größeren Erhöhungen in der Sonne zu erleiden, als diejenigen, welche mehr oder minder weitgehende Veränderungen aufweisen. Die Variation ist in dieser Hinsicht groß; das hier gesammelte Material ist zu gering, um bestimmte Schlüsse zuzulassen. Es scheint jedoch, als ob sich die verschiedenen Arten ungefähr gleich verhalten.

Von größtem Interesse wäre es weiter zu untersuchen, wie die Verhältnisse im Frühling sind, ehe noch die Bäume belaubt sind. Leider habe ich nicht Gelegenheit gehabt, Versuche hierüber anzustellen. Die Schatten- und Sonnenformen kommen da, ebenso wie inbezug auf Assimilation, auch hierbei einander wahrscheinlich weit näher.

Vergleichen wir die Arten von demselben Standort, und zwar zuerst von den sonnenoffenen Wiesen, so fällt es bei einer Durchmusterung der Tabellen sofort in die Augen, daß Arten mit ausgebildetem Palissadenparenchym in allen Serien mehr und oft bedeutend mehr transpiriert haben, als die gleichzeitigen Versuchsarten, welche keine derartigen Assimilationszellen ausbilden. Das Ergebnis der ersten Serie hat sich also in dieser Hinsicht bei allen folgenden Serien bestätigt. Dies dürfte einigermaßen unerwartet kommen, da das Palissadenparenchym von mehreren Forschern oft als ein gegen zu starke Transpiration eingerichtetes Gewebe aufgefaßt wird. Die hier experimentell erhaltenen Resultate sprechen entschieden gegen eine solche Deutung. Auch wenn die Transpirationszahlen im Schatten berücksichtigt werden, so ist vielfach bei solchen Pflanzen eine im Vergleich mit den übrigen Arten starke Transpiration wahrgenommen worden. Wir können die Ursache hiervon auch nicht in einem etwaigen konstanten Fehler der Methode suchen, auch waren *Convallaria*, *Trientalis* etc. genau ebenso gesund wie *Geranium silvaticum*, *Spiraea ulmaria* etc. Die Untersuchung mittels Stahl's Kobaltpapier haben außerdem ganz dieselben Ergebnisse geliefert. Im Juli 1900 wurden vielfache Beobachtungen mittels dieser Methode gemacht. *Convallaria*, *Majanthemum*, *Polygonatum*-Arten, *Paris* und derartige Pflanzen brauchten mehrere Minuten, 5—6, um dem Papiere dieselbe rote Farbe zu verleihen, welche *Geranium silvaticum*, *G. sanguineum*, *Solidago virgaurea*, *Spiraea filipendula*, *Hypochaeris maculata*, *Achillea millefolium* und *Chrysanthemum leucanthemum* nach kaum einer halben Minute gaben. Meine Beobachtungsergebnisse dürften also völlig den wahren Verhältnissen der Natur entsprechen. Die Auffassung des Palissadenparenchyms als eines transpirationhemmenden Gewebes ist durch die Transpirationsversuche auf jeden Fall nicht bestätigt worden. Die Palissaden kommen bekanntlich ziemlich allgemein bei Xerophyten, speziell bei Sklerokaulen und Sklerophyllen vor, die Zellen werden bei diesen Pflanzen dicht aneinander gereiht, sodaß die Interzellularen klein werden. Der Transpirationsschutz wird aber bei diesen Gewächsen auch durch kräftige Entwicke-

lung der Epidermis sowie durch Zahl und Lage der Spaltöffnungen erreicht.[1])

In diesem Zusammenhang ist darauf hinzuweisen, daß die lebhaft transpirierenden Pflanzen mit Palissadenzellen und einem scharf differenzierten Blattbau, wie *Fragaria vesca, Geranium silvaticum, Veronica chamaedrys, Solidago virgaurea* eine bedeutend größere Zahl von Spaltöffnungen auf derselben Blattfläche haben, als die schattenliebenden und einfacher gebauten Arten wie *Majanthemum, Actaea, Allium, Convallaria* etc.

Die Sonnenblätter der Laubwiesenpflanzen mit ihren dünnwandigen Epidermiszellen, ihrem ziemlich lakunösen Blattgewebe, ihren reichlichen Spaltöffnungen und ihren gut ausgebildeten Palissaden stellen einen Blattypus dar, der geeignet ist, bei guter Zufuhr von Wasser und bei hohem Lichtgenuß lebhaft zu assimilieren und lebhaft zu transpirieren. Einige Transpirationswerte für 24 Stunden werden hier betreffs meiner Versuchsobjekte angeführt. Pro 10 qcm transpirierten:

5. 7. 10 h 17 m — 10 h 48 m V. M. und 6. 7. 8 h 52 m — 9 h 18 m V. M.
Spiraea ulmaria 187.88 cg.
Veronica chamaedrys 188.14 cg.

11. 7. 9 h 45 m V. M. — 12. 7. 10 h 20 m V. M.
Geranium silvaticum 292,75 cg.
Solidago virgaurea 202,43 cg.

12. 7. 7 h 15 m N. M. — 13. 7. 7 h 20 m N. M.
Fragaria vesca 226,00 cg.

25. 7. 7 h 30 m N. M. — 26. 7. 7 h 00 m N. M.
Spiraea ulmaria 227,55 cg.

Leider liegen noch sehr wenige, in der freien Natur ausgeführte Untersuchungen vor, die mit diesen hier gewonnenen Transpirationsdaten einen Vergleich gestatten können, und also eine Vorstellung möglich machen, ob diese zuletzt angeführten Zahlen relativ hoch sind oder nicht. Doch scheinen sie eine lebhafte Transpiration anzuzeigen. Giltay (I) hat mit der Sonnenblume besonders genaue Versuche angestellt; dabei transpirierte diese schnell wachsende Pflanze während der Versuche, die im Wageningen im Juli Sommer 1898 ausgeführt worden sind, durchschnittlich 0,6 g pro dm^2 Blattfläche in der Stunde, was nach der hier angewandten Methode für Berechnung der Blattfläche 288 cg pro 10 cm^2 und pro Tag bedeutet. Pfeffer (I pag. 233) gibt weiter an, daß die Pflanzen an heiteren Tagen in 24 Stunden gewöhnlich 1—10 gr pro dm^2 [2])

[1]) Die Transpiration der Xerophyten ist noch nicht durch Versuche festgestellt worden. Dieselben dürften indessen, wenigstens zeitweise, lebhaft genug transpirieren. Dafür spricht schon das schnelle Ausstreiben neuer belaubter Sprosse bei vielen ausgeprägten Xerophyten, wie bei *Olea europaea, Spartium junceum* etc. in den italienischen Macquis sofort wenn die Winterregen beginnen. Wahrscheinlich können die Xerophyten die Transpiration zeitweise auf ein Minimum herabdrücken, zeitweise können sie aber auch sehr lebhaft transpirieren. (Vergl. auch Bergen, The transpiration of *Spartium junceum* and other xerophytic shrubs. (Bot. Gaz. Vol. XXXVI. Dec. 1903).

[2]) Wahrscheinlich durch einen Druckfehler steht bei Pfeffer (l. c.) cm^2 statt dm^2.

transpirieren, eine Angabe, welche dafür spricht, daß die hier gefundenen Daten im allgemeinen als ziemlich hoch anzusehen sind. —

Im Schatten waren die Unterschiede zwischen verschiedenen Arten nicht so groß und auch unregelmäßiger. Arten mit lockerem Palissadengewebe, wie *Geranium silvaticum*, *Fragaria vesca*, haben gewöhnlich mehr transpiriert, als solche wie *Majanthemum bifolium*, *Convallaria majalis*, *Anemone hepatica*, *Luzula pilosa*, welche entweder ein dichtes Blattgewebe oder dickere Epidermiswände haben. *Dentaria bulbifera* scheint nach dem angeführten Versuche sehr zu transpirieren, ebenso *Actaea* und bisweilen auch *Paris quadrifolia*. Es sind jedoch noch zu wenig Versuche gemacht worden, darum dürfen wir uns noch keine allgemeineren Schlüsse erlauben.

Betrachten wir nun die erhaltenen Transpirationszahlen, nach demselben Trockengewicht berechnet, etwas näher, so finden wir nicht überall dieselbe Regelmäßigkeit wieder. Gewöhnlich werden nun auch die Werte der Pflanzen mit Palissaden höher, die Unterschiede sind jedoch oft sehr gering, und bisweilen trifft das Umgekehrte ein, nämlich bei einigen Arten in der Serie 29./7.—2./8. Die erhaltenen Resultate lassen doch keineswegs vermuten, daß die Schattenpflanzen an den sonnenoffenen Standorten, nach demselben Trockengewicht gerechnet, mehr transpirieren, eher das Gegenteil. Die erhaltenen Ergebnisse scheinen anzudeuten, daß die Pflanzen verschiedener Arten auf demselben Standort ungefähr gleichmäßig mit dem Wasser haushalten, d. h. daß dieselbe Pflanzenmassen pro Tag ungefähr dieselbe Menge Wasser verbrauchen.

Wenn die Schattenpflanzen in der Sonne also keine größere Transpiration haben als die Sonnenpflanzen, so kann doch die erhöhte Transpiration für diese Pflanzen schon nachteilig genug sein. Die Schattenpflanzen haben wahrscheinlich, den eigentümlichen Verhältnissen ihrer Standorte angepaßt, ein niedriges Transpirationsoptimum, besonders in dem letzten Teil ihrer Entwickelung, wo die Laubbäume schon belaubt sind. Auch dürften die Wasserleitbahnen nicht für einen größeren Anspruch geschaffen sein. Übrigens wäre es vielleicht eine lohnende Aufgabe, eine komparative Untersuchung über die Ausbildung der wasserleitenden Elemente im Verhältnis zu der Größe der Blattfläche bei Sonnen- und Schattenpflanzen vorzunehmen. Eine solche physiologisch-anatomische Untersuchung würde den Vorteil haben, sich auf experimentelle Erfahrung stützen zu können, sowohl betreffs der Bedeutung der zu untersuchenden Gewebselemente als auch betreffs der Lebenserscheinungen der genannten Pflanzengruppen.

Wenn wir wieder diese Transpirationszahlen nach demselben Trockengewicht für die Pflanzen im Schatten und auf der sonnenoffenen Wiese miteinander vergleichen, so sind die Unterschiede darum geringer, weil die Blätter im Schatten dünner

sind als in der Sonne, doch immer noch von großer Bedeutung, wie folgende Beispiele darlegen:

30./6—3./7.:
Spiraea ulmaria 5,69 : 1,00.
Veronica chamaedrys 3,20 : 1,00.
Majanthemum bifolium 3,24 : 1,00.
Trientalis europaea 1,37 : 1,00.

21./6.—22./6.
Allium ursinum 1,72 : 1,00.

29./6.—3./7.
Geranium silvaticum 4,90 : 1,00.
Convallaria majalis 3,80 : 1,00.

10./7.—15./7.
Geranium silvaticum 6,73 : 1,00.

11./7.—15./7.
Geranium silvaticum 5,15 : 1,00.
Fragaria vesca 2,41 : 1,00.

25./7.—26./7.
Achillea millefolium 4,47 : 1,00.
Convallaria majalis 3,64 : 1,00.

25:/7.—26./7.
Spiraea ulmaria 2,46 : 1,00.
Majanthemum bifolium 2,70 : 1,00.
Luzula pilosa 5,19 : 1,00.

27./7.
Geum rivale 5,58 : 1,00.

29./7.
Achillea millefolium 4,53 : 1,00.
Convallaria majalis 2,91 : 1,00.

30./7.—2./8.
Achillea millefolium 6,06 : 1,00.
Convallaria majalis 3,91 : 1,00.
Spiraea ulmaria 2,38 : 1,00.
Majanthemum bifolium 1,93 : 1,00.
Luzula pilosa 6,20 : 1,00.
Geum rivale 3,11 : 1,00.

Die Ursache, daß die Sonnenpflanzen auf stark beleuchteten Standorten gedeihen können, dürfte nicht bloß in der speziellen Anpassung des Chlorophylls und des Blattes gegen das Licht und in ihrem Vermögen, die Transpiration zu regulieren, zu suchen sein, sondern auch in dem Vermögen, dem Boden Wasser zu entziehen. Bei steigender Konzentration der Ernährungsflüssigkeit im Boden, wie z. B. bei lange andauernder Trockenheit, kann sich der osmotische Druck der Wurzelzellen erhöhen, aber nur bis zu einem gewissen Werte (siehe z. B. Stange. I), wenn diese Grenze überschritten wird, sistiert die Wasseraufnahme der Wurzelzellen. Die Menge des den Pflanzen zugänglichen Wassers wird bestimmt durch viele Faktoren, wie Art und Beschaffenheit des Bodens, Temperatur desselben, ebenso durch die speziellen Eigenschaften der Pflanzen. Je mehr hygroskopisch eine Bodenart ist, bei desto höherem Wassergehalt des Substrates verwelken die Pflanzen. Nach den Untersuchungen von Hedgcock (I. pag. 27) ordnen sich die uns am nächsten interessierenden Bodenarten in folgender Reihe: Humus, Ton, Löß, Lehm, Sand. Das Vermögen der Pflanzen, dem Boden Wasser zu entziehen, ist nach den Untersuchungen von Gain (I) und des letztgenannten Verfassers (I) sehr ungleich bei verschiedenen Arten und variiert nach den äußeren Umständen. Von gewissem Interesse für diese Untersuchung ist, daß Hedgcock (I. pag. 44 bis 48) gefunden hat, daß die Pflanzen im Schatten bei einem höheren Wassergehalt des Bodens verwelken, als die Pflanzen unter gutem Lichtgenuß. Wahrscheinlich ist auch bei den Schattenpflanzen das Vermögen, dem Boden Wasser zu entziehen, geringer als bei den Sonnenpflanzen.

In dem größeren Vermögen, dem Boden Wasser zu entziehen, haben wir sicherlich bei den Sonnenpflanzen eine Anpassungserscheinung von größter Wichtigkeit vor uns. Einige Observationen, welche dies andeuten, mögen in diesem Zusammenhang

referiert werden: Im Sommer 1899 und besonders im Sommer 1901 hatten die Laubwiesenpflanzen viel durch die Trockenheit zu leiden und 1901 im letzten Teil des Juli trat ein Stillstand der Vegetation ein. Es war dabei von Interesse, verschiedene Arten und verschiedene Lokalitäten zu beobachten. An den sonnenoffenen Lokalitäten begannen die mehr schattenliebenden Arten zuerst Krankheitserscheinungen zu zeigen, so z. B. *Actaea spicata*, *Majanthemum*, *Stachys*, *Convallaria*, *Dentaria*, *Allium* u. a. Sie welkten jedoch noch nicht, aber bei einer Turgeszenz, bei welcher die Blätter völlig steif waren, begannen die Blattspitzen zu verdorren und die Zerstörung des Blattgewebes schritt von da aus weiter gegen die Blattbasis hin. Es wurden auch einige Transpirationsversuche mit solchen kranken Pflanzen gemacht und unter anderen auch mit *Paris quadrifolia*, welche mit *Geranium silvaticum* verglichen wurde.

Transpirationsserie XV.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Paris quadrifolia wurde im Jahre 1900 in einen Topf eingepflanzt. Dieses Exemplar hatte sich seit Ende April im Haselhain entwickelt. Schönes Individuum. Hatte geblüht.

Geranium silvaticum. Dasselbe Individuum wie in Serie IV.
10./7. 10 h 40 m V. M. — 11./7. 9 h 25 m V. M.

Paris quadrifolia 85,84 cg 15,84 g.
10./7. 12 h 14 m V. M. und 11./7. 9 h 45 m V. M.

Geranium silvaticum 250,78 cg 55,57 g, 72,67 g.

Bei *Paris quadrifolia* vertrockneten die Blattspitzen bald, und das Absterben des Blattgewebes erstreckte sich allmählich bis an die Blattbasis. Das größere Transpirationsvermögen, welches die Sonnenpflanzen besitzen, dürfte hierbei sogar als ein Schutz gegen schädliche Erwärmung wirken. Für das Gedeihen der meisten Pflanzen auf sonnenoffenen Teilen der Laubwiesen ist ohne Zweifel gerade ein Vermögen, durch Transpiration einer nachteiligen Erwärmung durch Sonnenstrahlen vorzubeugen, von allerhöchster Bedeutung und spielt bei der Ökonomie dieser Pflanzen eine große Rolle. Die Transpiration dürfte überhaupt nicht nur eine notwendige physikalische Erscheinung bei den in die Luft ragenden, wasserhaltigen Pflanzenorganen sein, sondern überhaupt ein für die normale Entwickelung der Pfianzenorgane sehr wichtiger Lebensvorgang, der sowohl für den Transport der Mineralbestandteile der Pflanzen als auch für die Verwendung der für die Pflanzen geeigneten zugestrahlten Energie in vieler Hinsicht große Bedeutung hat (vergl, z. B. Müller-Thurgau (I), wie auch Jumelle I). Bei einer physiologischen Auffassung der Transpiration, die sich auf viele Untersuchungen der letzten Zeit stützen kann, ist es verfrüht, nach dem Bau der Blätter ihr Transpirationsvermögen zu beurteilen. Alle Konstruktionseigentümlichkeiten, wie Zahl und Lage der Spaltöffnungen, Ausbildung der Epidermis, welche als transpirationshemmend angesehen werden, beziehen sich auf die physikalische Seite der Transpiration, nicht auf die rein physiologische. In Zeiten von Wassernot spielen sie zwar eine große

Rolle, das Verdampfen der Organe zu vermindern, das Transpirationsvermögen dürfte aber von der äußeren und inneren Konstruktion des Blattes in gewissem Grade unabhängig sein.

Für die Physiognomie der Laubwiesen auf den äußeren Scheereninseln ist ohne Zweifel die hohe, relative Luftfeuchtigkeit von großer Wichtigkeit. Das ziemlich allgemeine Vorkommen von vielen Schattenpflanzen an sonnenoffenen Standorten daselbst dürfte hierin seine Ursache haben. Wie besonders die Transpirationsserie vom 29. Juni bis zum 6. Juli zeigte, übt wahrscheinlich die relative Luftfeuchtigkeit einen nicht unbeträchtlichen Einfluß auf die Transpiration der sonnenoffenen Wiesen aus, was eine für viele Pflanzen nachteilige Transpiration verhindern kann. Auf den äußersten, kleinen Scheeren, die den äußersten Rand am Meere bilden, treten auch in der Vegetation viele Eigentümlichkeiten auf, was auch seinen Grund in der hohen Feuchtigkeit hat. Es ist z. B. dort nicht gerade selten, daß wahre Sumpfpflanzen, wie *Peucedanum palustre*, *Epilobium palustre*, *Lythrum salicaria* in den kleinen Rissen wachsen, und diese bilden dann zusammen mit wirklichen Felsenpflanzen, wie *Sedum telephium*. *Sedum acre*, und einigen anderen sehr eigentümliche, kleine Pflanzenformationen mit einer Bodendecke aus *Cladina rangiferina*. Aber auch der Boden und besonders die reichliche Humusbildung haben wohl Anteil hieran.

Die Anzahl der hier gemachten Transpirationsversuche ist gewiß nicht groß, doch habe ich dieselben ein wenig ausführlicher beschrieben, weil bis jetzt so wenige derartige in der Natur gemachte Versuche vorliegen. Für die allgemeine Ökologie der Pflanzen ist die Transpiration immerhin eine der wichtigsten Erscheinungen der Pflanzenwelt. Das Studium derselben scheint mir dann am fruchtbarsten zu sein, wenn man die Transpiration mehr als bis jetzt als eine notwendige Erscheinung betrachtet, von welcher die Pflanzen mannigfaltigen Nutzen ziehen können.

Kap. X. Rückblick auf die erhaltenen Ergebnisse, die pflanzengeographischen Faktoren der Laubwiesen.

Wir sind mit unserer Untersuchung zu Ende gekommen. Es drängt sich nun die Frage auf: Inwieweit können die hier gefundenen Ergebnisse größere Allgemeingültigkeit beanspruchen? Viel von dem Wert einer solchen Studie hängt hiervon ab. Die geschilderte Pflanzenformation gehört ohne Zweifel zu den am meisten wechselnden, artenreichsten und meist variierenden, und es würde daher den Anschein haben, als ob es eine vergebliche Mühe wäre, eine derartige genauere Untersuchung vorzunehmen. Auch ist die Untersuchung nicht in dem Zentrum des Verbreitungsgebietes der Pflanzenformation, sondern an dem nordischen Grenzrande derselben vorgenommen worden. Dieses alles macht, daß man die durch Versuche gewonnenen Zahlen mit großer Vorsicht behandeln muß; es sind nicht die kleinen

Unterschiede, die wenigen Prozente, welche vom Pflanzenleben der Laubwiesen etwas Wesentliches aussagen, sondern die größeren, weiten Unterschiede. Die Hauptzüge der erhaltenen Ergebnisse aber haben einen allgemeinen Wert und geben mit Sicherheit eine im wesentlichen allgemein gültige Vorstellung über Ernährungs- und Transpirationserscheinungen bei Pflanzen in Laubwiesen und ähnlichen Pflanzenformationen.

Auf der anderen Seite ist in Betracht zu ziehen, daß die Pflanzenformationen Resultate von ungleichen organischen und anorganischen Faktoren sind.

Sie stellen durchaus nichts Zufälliges dar, sondern sind der unter gewissen äußeren Bedingungen notwendige Ausdruck des stetig tätigen Pflanzenlebens. Gleiche Pflanzenformationen stellen eine gleiche Kombination von Kräften vor. Wenn man diese Ansicht hegt, so muß man erwarten, daß Laubwiesen von der hier eingehend geschilderten Beschaffenheit ungefähr dasselbe Resultat bei einer Untersuchung ergeben müssen.

Was indessen immer das Studium der Pflanzengeographie, besonders der ökologischen, erschwert und hindert, diese als eine exakte Wissenschaft zu behandeln, ist der Umstand, daß wir hierbei stets mit einer Kombination von unzähligen Faktoren rechnen müssen. Diese Faktoren wirken auch gegenseitig aufeinander ein und können einander teilweise ersetzen, sie lassen darum alle möglichen Kombinationen zu. Schwaches Licht und große Luftfeuchtigkeit haben auf die Pflanze in vielen Hinsichten denselben Effekt, sie können einander auch ersetzen und jeder für sich dasselbe Resultat in der Organisation bewirken. Durch das genaue Verfolgen der Lebenserscheinungen können wir höchstens eine exakte Beschreibung der Pflanzenformationen erzielen, nicht aber die Pflanzengeographie zu dem Range einer experimentellen Wissenschaft erhöhen.

Wenn wir nun die äußeren toten Faktoren, welche den Wechsel der Laubwiesenvegetation beherrschen, näher untersuchen wollen, so sind hier in erster Linie zwei solcher in Betracht zu ziehen, nämlich Boden und Licht, welche in ihrem ungleichen Zusammenwirken dem Pflanzenleben sein eigentümliches Gepräge verleihen. Die Beschaffenheit des Bodens, sowohl die physikalische als auch die chemische, bestimmt wohl in erster Linie, welche Baumarten den Wald schließlich bilden sollen. Hiermit tritt eine je nach der Art des Baumes ungleiche Beschattung ein, und gleichzeitig entsteht dabei eine je nach der chemischen Beschaffenheit der Blätter spezielle Art von Humus, der auf die Gewächse in vielen Hinsichten einwirkt. Wenn nun durch Eingreifen der Menschen oder in alten Beständen durch Umstürzen alter Bäune kleinere oder größere Lücken entstehen, so verschwinden die früheren, schattenliebenden Kräuter nicht nur darum, weil das Licht nun zu hoch wird, sondern auch infolge weitgehender Veränderungen in der obersten Bodenschicht, und andere Gewächse nehmen dann den Platz derselben ein. Diese können nach einiger Zeit wieder vor

einer neuen Baumvegetation verschwinden. Die Bodenveränderungen, welche die Gewächse durch ihre Tätigkeit selbst verursachen, und der Kampf unter den Pflanzen ums Licht sind in erster Linie ohne Zweifel die wichtigsten äußeren Momente, welche das Pflanzenleben unserer Laubwiesen beherrschen. Diese zwei Faktoren sind auf vielerlei Weise gegenseitig miteinander verbunden. In tiefem Schatten entstehen gern große Ablagerungen humöser Bildungen, und viele Humusarten beruhen ebenso sehr auf einem schwachen Lichtgenuß wie die Schattenpflanzen. Andererseits führen Veränderungen im Boden einen erhöhten Lichtgenuß mit sich. Wenn der milde Humus der dänischen Buchenwälder sauer wird, stellen sich die Bäume lichter und ihre Verjüngung wird erschwert; dadurch erhält die Bodenvegetation mehr Licht als vorher.

Ein Studium über den Lichtgenuß und das Lichtbedürfnis der Pflanzen muß also, wenn die ganze Konstruktion und alle physiologischen Eigenschaften der beschatteten Pflanzen völlig aufgeklärt sein werden, auf die Beziehungen der Pflanzen zu verschiedenen Bodenarten Rücksicht nehmen. Die diesbezüglichen Anpassungen äußern sich zweifelsohne sowohl in der äußeren Organisation, als auch in besonderen Eigenschaften der Wurzelzellen, insbesondere in den osmotischen und diosmotischen Eigenschaften der letzteren.

Eine Pflanze ist für ihr Fortkommen und Gedeihen auf einem gewissen Standorte nicht an das Optimum einer einzelnen Lebenserscheinung gebunden, sondern an das harmonische Gesamtoptimum aller wichtigen Lebenserscheinungen. Dieses Gesamtoptimum liegt wohl auch nicht weit ab von Optimum der einzelnen Lebenserscheinungen im allgemeinen. Wir haben jedoch bei dieser Untersuchung gesehen, wie weit die Assimilation auch bei ausgeprägten Schattenpflanzen beim Entwickeln des Laubes der Bäume herabgedrückt wird, bei vielen sinkt sie so weit, daß man von einem wirklichen Assimilationsminimum sprechen kann. Hier scheint also eine so wichtige Lebenserscheinung, wie die Kohlensäureassimilation, an den natürlichen Standorten der Schattenpflanzen sehr weit unter dem Optimum zu liegen. Die wichtigste und hauptsächlichste Assimilationsarbeit dürfte jedoch dann schon abgeschlossen sein; es ist die Frühlingsarbeit, welche das Gedeihen und Fortkommen der Pflanzen an beschatteten Standorten ermöglicht, und das stärkere Frühlingslicht ist in vielen Hinsichten bestimmend gewesen für die ganze Organisation und den Lebensverlauf der Schattenpflanzen im allgemeinen.

Überhaupt entwickeln die meisten wirklichen Schattenpflanzen, welche an den am meisten beschatteten Standorten fortkommen können, alle ihre Assimilationsorgane im Frühling. Dieser Vorgang ist in dieser Hinsicht eine weit mehr ausgeprägte periodische Erscheinung als bei den Sonnenpflanzen, die oft den ganzen Sommer hindurch beblätterte Sprosse entwickeln. *Mercurialis perennis*, *Trientalis europaea*, *Anemone hepatica*, *Orobus*

vernus, die *Convallariaceen*, *Actaea spicata*, *Allium ursinum*, *Dentaria bulbifera*, *Pulmonaria officinalis*, die entweder den ganzen Sommer hindurch oder nur im Vorsommer und Anfang des Nachsommers assimilieren, entwickeln ihre Assimilationsorgane im frühzeitigen Frühling. Unter normalen Umständen kommen dann, wenn die Belaubung der Bäume schon vollständig ist, keine Blätter mehr zur Entwickelung. Die Anlagen der neuen Sprosse, die durch die Assimilationsarbeit erzeugt werden, sind immer in den Boden gesteckte, ruhende, geschlossene Knospen. Die Entwickelung der Assimilationsorgane ist also streng an eine bestimmte Zeit gebunden, was auch für andere Schattenpflanzen zutreffen dürfte. Was für eine große Bedeutung das stärkere Frühlingslicht für die normale Entwickelung der Assimilationsorgane hat, geht am deutlichsten aus dem Kapitel VIII hervor. Es gibt zwar einige Schattenpflanzen, die auch im Sommer, wenn die Bäume schon völlig belaubt sind, noch ihre Blätter entwickeln, nämlich unter den in dieser Abhandlung genannten Arten *Campanula latifolia* und *Stachys silvatica;* diese treten jedoch, meinen Beobachtungen nach, nie auf stärker beschatteten Standorten zahlreich auf, dort werden sie nämlich steril und erreichen eine bloß unvollständige Entwickelung. Es dürfte auch kein Zufall sein, daß *Stachys silvatica*, *Spiraea ulmaria* und *Solidago virgaurea* in den Eschenhainen gut fortkommen und blühen, in den Haselhainen aber entweder ganz fehlen oder auch wie *Spiraea* und *Solidago* steril werden, höchstens aber einige kümmerliche Blütenstände mit einigen spärlichen Blüten auf den lichtesten Punkten entwickeln. Die meisten Pflanzenarten, welche im Sommer auf den sonnenoffenen Wiesen blühen, kommen auch in den Haselbeständen entweder nicht vor oder bleiben steril (siehe pag. 20).

In dem Fehlen des stärkeren Frühlingslichtes haben wir wohl auch die Ursache zu suchen, daß die Fichtenbestände bei demselben oder sogar einem höheren Lichtgenuß eine weit ärmere Schattenflora beherbergen, als die Haselhaine. Die besondere Art von Humus, zu welcher die vermodernden Fichtennadeln Anlaß geben, hat wohl auch Anteil hieran, derselbe ist aber wahrscheinlich von untergeordneter Rolle. Wenn in diesen Fichtenbeständen gelichtet wird, ist nämlich dieser Boden ohne weitere Veränderungen sofort bereit, eine schöne Humusflora aus *Dentaria bulbifera, Stachys silvatica, Milium effusum, Melica nutans*, *Anemone hepatica*, *Anemone nemorosa* u. a. zu ernähren. Daß die Wacholderbestände bei demselben Lichtgenuß eine weit ärmere Schattenvegetation beherbergen, dürfte auch seine Ursache im Fehlen des stärkeren Frühlingslichtes haben.

Aus allen diesen Tatsachen geht die Bedeutung des stärkeren Frühlingslichtes hervor. Es gibt nun eine ganze Gruppe wirklicher Waldpflanzen, welche in ihrer ganzen Assimilations- und Ernährungsarbeit noch mehr als die hier genannten davon abhängig sind, nämlich viele Frühlingspflanzen: *Anemone nemorosa* und *ranunculoides, Ranunculus ficaria, Corydalis*-Arten, wie

laxa, pumila, solida, fabacea, Adoxa moschatellina, diese verschwinden mehr oder minder rasch; sobald die Belaubung vollständig wird. Es ist von Kjellman (III) die Meinung ausgesprochen worden, daß die schwedischen Frühlingspflanzen, unter ihnen auch diese, ihre eigentümliche Entwickelung ursprünglich entweder einem glazialen oder einem steppenähnlichen Klima verdanken. Wenn dieses auch für einige gelten kann, so glaube ich doch nicht, daß dies für die obengenannten Pflanzen zutrifft. Soweit ich finden kann, sind diese Pflanzen in unserem Klima völlig ebenso heimisch wie die Bäume, zusammen mit welchen sie wachsen. Sie sind den Lichtverhältnissen des Waldes angepaßt, indem sie ihre ganze Ernährungsarbeit im Frühling verrichten. Die besonderen Eigenschaften, infolge welcher sie in dieser relativ kurzen Zeit diese Arbeit zu verrichten imstande sind, sind im Kampfe ums Licht erworben worden. Das Wärmebedürfnis ist dabei hinter das Lichtbedürfnis zurückgetreten. In den großen Laubwäldern, welche im Pliocän die nördliche Halbkugel eingenommen haben, haben wir wohl die nächsten Verwandten dieser Frühlingspflanzen zu suchen, nicht aber in den Steppen oder in den Alpenländern.

Der Standort hat auch in anderen Hinsichten diesen Pflanzen ein besonderes Gepräge verliehen, nämlich in der Entwickelung von langen, kriechenden Rhizomen, die mehr oder weniger spärlich sehr zarte und ziemlich kurze Wurzeln entwickeln, bei denen die Nebenwurzeln entweder ganz fehlen oder nur unerheblich feiner als die Mutterwurzeln entwickelt sind. Nach den Beobachtungen von Freidenfelt (I pag. 137), der diese Pflanzen mit dem sehr bezeichnenden Namen Mullheliophoben benannt hat, gehören viele von den hier erwähnten Pflanzen zu einem besonderen Typus, gekennzeichnet durch den Bau der Wurzeln, hierzu werden gerechnet *Paris quadrifolia*, *Majanthemum bifolium*, *Polygonatum multiflorum*, *Anemone nemorosa* und *ranunculoides*, *Trientalis europaea*, *Dentaria bulbifera*, *Convallaria majalis*. Diese zeichnen sich durch ein im Verhältnis zu den Pflanzen der offenen Standorte mehr oder weniger reduziertes Wurzelsystem aus. Die morphologischen Eigentümlichkeiten dieser Pflanzen scheinen mir auch gegen eine Auffassung dieser Frühlingspflanzen als Steppen- oder Glazialpflanzen zu sprechen. Dem Wurzeltypus dieser Pflanzen nähern sich die *Corydalis*- und *Gagea*-Arten, während sich *Anemone hepatica* und *Ranunculus ficaria* mehr von diesen unterscheiden, die erstere zeigt jedoch eine Annäherung an den Mullsaugwurzeltypus, wie Freidenfelt (l. c.) diesen Typus benennt. Die Frühlingspflanzen unserer Laubwiesen — wenigstens die meisten — scheinen mir dagegen eine sehr natürliche Gruppe zu bilden, die in ihrem Lebensverlauf und morphologischen Aufbau den Nahrungsbedingungen des laubwerfenden Waldes genau angepaßt ist.

Von noch größerer Bedeutung als die Kenntnis des morphologischen Aufbaues dieser Pflanzen wäre das Studium, festzustellen, in welchem Grade die Schattenpflanzen den Humus als

Nahrung verwenden können. Durch die wichtigen Beobachtungen von Acton (I) ist es dargetan worden, daß bewurzelte, höhere Pflanzen Extrakte vom natürlichen Humus als Kohlenstoffquelle, wenn auch in beschränktem Maße, verwenden können. Dieses Vermögen ist möglicherweise bei einigen Schattenpflanzen weiter ausgebildet worden und ist vielleicht die erste Stufe zu einer Entwickelung zum saprophytischen Leben, wenn auch die meisten solcher Pflanzen mykotroph sind. Die Verwendung des Humus als Kohlenstoffquelle könnte nämlich für die Schattenpflanzen mit ihrem reduzierten Lichtgenuß einigermaßen von Bedeutung sein.

Aus den Untersuchungen über die Kohlensäureassimilation geht ganz klar hervor, daß die Sonnenpflanzen mit einem weit reicheren Nahrungskonsum zu arbeiten haben, als die Schattenpflanzen. Dieser Umstand mag in vieler Hinsicht die Verschiedenheit in der äußeren und inneren Konstruktion dieser Pflanzen beherrscht haben. Es ist nicht besonders leicht, eine diesbezügliche Untersuchung vorzunehmen, eine solche würde eine genauere Kenntnis vieler Lebenserscheinungen bei diesen und anderen Pflanzen erfordern, als die, welche wir bis jetzt haben. Es scheint mir jedoch wichtig zu sein, die besonderen Charaktere und Eigentümlichkeiten der Sonnen- und Schattenpflanzen nicht nur als direkte Anpassungen gegenüber dem Lichte aufzufassen, sondern auch die Folgen von den ungleichen Nahrungsbedingungen in Betracht zu ziehen.

Als eine besondere Eigentümlichkeit der Schattenpflanzen, die ich als eine Folge von ihrem beschränktem Nahrungskonsum ansehen will, ist die sehr langsame Entwickelung vom Samen bis zu einer blühenden Pflanze hervorzuheben. Viele dieser Pflanzen brauchen hierzu nach Untersuchungen von Warming (II), Irmisch, Cleve (I), Brundin (I) u. a. viele Jahre, so z. B. *Anemone nemorosa* und *ranunculoides*, *Polygonatum multiflorum*, *Dentaria bulbifera* und viele andere.

Man hat sich bei der Erklärung der Anpassungserscheinungen im allgemeinen damit begnügt, die Zweckmäßigkeit der besonderen Baueigentümlichkeiten zu erklären, wie diese aber zustande kommen, wie die Reize, welche die Pflanzen empfangen, in dem Pflanzenkörper ausgelöst werden, und welche Reihe von einander auslösenden Momenten dabei ins Spiel kommt, darüber wissen wir bis jetzt so gut wie garnichts. Es scheint mir jedoch, daß wir in dem ungleichen Nahrungskonsum ein wichtiges Moment bei der Reizauslösung zu suchen haben.

In derselben Richtung tätig und von Bedeutung mag auch die ungleiche Transpiration sein. Um aber die Bedeutung dieser Lebenserscheinung richtig auffassen zu können, muß man nicht bloß alleinige transpirationfördernde oder transpirationhemmende Konstruktionen ausfindig zu machen suchen, sondern man muß auch die Bedeutung und die Wichtigkeit des Wasserstromes für den Nahrungstransport innerhalb der Pflanze, für die Regulierung der Temperatur in den Blättern etc. dabei in Betracht ziehen.

Die Pflanzen sind nicht nur von einem einseitigen Anpassungsstandpunkt aus zu betrachten, sondern müssen auch als Organismen geschätzt werden, die unter verschiedenen Bedingungen und auf ungleiches Resultat hin arbeiten.

Für ein tieferes Verständnis mehrerer Pflanzentypen wären ohne Zweifel physiologische Monographien über gewisse, mehr charakteristische Pflanzen sehr wünschenswert. Solche würden auch ohne Zweifel ein ausgezeichnetes Material liefern für ein besseres Verständnis betreffs vieler ökologischer und pflanzengeographischer Fragen, ja, ich gehe soweit, zu glauben, daß die ganze Pflanzenbiologie in der Zukunft sehr viel gewinnnn wird durch wohldurchdachte und gut ausgeführte physiologische Monographien über bestimmte, charakteristische Pflanzen, ähnlich wie zur Zeit von Irmisch die Organographie eine große Erweiterung erfuhr durch schöne organographische Arbeiten über besondere Pflanzengruppen.

In dieser Arbeit bin ich von den besonderen Pflanzenstandorten und Pflanzenformationen ausgegangen, viele Pflanzen sind dabei berücksichtigt worden, und viele neue und, wie ich glaube, für die Kenntnis des Pflanzenlebens nicht unwichtige Daten sind aus den Untersuchungen hervorgegangen. Die Arbeit hat in vieler Hinsicht den Charakter einer rekognoszierenden Untersuchung, aber für die Fragestellung zu und für die weitere Ausführung von besonderen physiologischen Monographieen glaube ich, wird dieses Studium nicht ohne Bedeutung sein.

Es war nicht meine Absicht, zu versuchen, eine so schwierige und weitgehende Frage zu beantworten, warum eine Pflanze unter gewissen äußeren Bedingungen fortkommen kann, unter anderen aber nicht, sondern ich wollte mir nur eine empirisch gewonnene Vorstellung verschaffen, wie die Pflanzen unter den verschiedenen äußeren Bedingungen der Laubwiesen tatsächlich reagieren.

Zu einem besseren Überblick werden hier in den folgenden Punkten die wichtigsten Momente und Ergebnisse zusammengefaßt.

1. Die Laubwiesen sind Pflanzenformationen aus edlen Laubbäumen, die in kleineren und größeren Gruppen geordnet sind. Zwischen den Baumgruppen hat die Vegetation einen wiesenähnlichen Charakter.

2. In Schweden sind die Laubwiesen sehr verbreitet waren es aber früher noch mehr, sie erstreckten sich da weiter nach Norden und waren auch allgemeiner innerhalb ihres jetzigen Verbreitungsgebietes. In der Jetztzeit kommen sie am meisten in den Küstengegenden und um die größeren Binnenseen herum vor.

3. In Uppland haben die Laubwiesen eine stark östliche Verbreitung, sie entwickeln sich noch an den Küsten auf dem neuen Terrain, das durch Verlandung oder durch die Hebung der Küste gewonnen wird.

4. In den östlichen Scheeren, wo die Laubwiesen eine weite Verbreitung haben, wurden verschiedene Varianten gekennzeichnet, siehe hierüber näheres im Kap. II.

Die durch die Untersuchung von den Laubwiesen auf Skabbholmen gewonnenen Ergebnisse können in folgender Weise zusammengefaßt werden.

1. Die Temperatur ist an den sonnenoffenen Wiesen an heiteren Sommertagen am Mittag durchschnittlich um 1—1,5° höher als in den am meisten geschlossenen Beständen.

2. Die absolute Feuchtigkeit, sowie die relative variiert an verschiedenen Standorten an demselben Tage bedeutend, durchschnittlich ist jedoch die absolute Feuchtigkeit im Rasen auf den sonnenoffenen Wiesen am höchsten, in den am stärksten beschatteten am niedrigsten. Die absolute Feuchtigkeit variiert durchschnittlich beinahe gleichlaufend mit der Temperatur, daher kommt es, daß die relative Feuchtigkeit an verschiedenen Standorten durchschnittlich bloß um kleine Werte differiert. Viele Gründe sprechen dafür, daß dieses Ergebnis nicht vom maritimen Klima der Insel verursacht wird, sondern allgemeiner gültig ist.

3. Auf den sonnenoffenen Wiesen auf frischem Boden kommt eine sandgemischte Humusart vor mit einem Gehalt von 8—9% organischer Reste, in den *Sesleria*-Wiesen ist der Humus mehr torfartig, da beträgt dieser Gehalt 20%, in den geschlossenen Beständen, die aus Eschen oder Hasel bestehen, bildet sich reichlich Humus mit einem Gehalt zwischen 40—50% organischer Reste.

4. Die Bäume der Laubwiesen wurden bezüglich ihres Lichtbedürfnisses untersucht. Siehe Kap. III.

5. Die Reinigung der Krone beginnt bei der Esche, der Birke, der Eberesche, bei einem Lichtgenuß, bei welchem noch die innersten Blätter der Krone sehr assimilieren und große Mengen Stärke in den Blättern aufspeichern.

6. Bei der Hasel, ebenso bei der Eiche tritt im Innern der Krone ein Assimilationsminimum ein, und die innersten Blätter speichern dann nur sehr wenig Stärke auf, während die äußeren noch sehr wenig davon enthalten.

7. Das Lichtbedürfnis wechselt mit den Nahrungsbedingungen, was unter anderem durch die ortotrope Sprosse des Haselstrauches illustriert werden kann.

8. Der Lichtgenuß der Pflanzen auf den sonnenoffenen Wiesen 1 ist oder beinahe 1, in den unbelaubten

Eschenbeständen beträgt er $\frac{1}{1,2} - \frac{1}{2,8}$, in den belaubten $\frac{1}{14} - \frac{1}{17}$, in den unbelaubten Haselbeständen $\frac{1}{1,5} - \frac{1}{3}$ in den belaubten wechselt der Lichtgenuß an verschiedenen Punkten von $\frac{1}{27} - \frac{1}{30}$ und $\frac{1}{60} - \frac{1}{65}$. Die Pflanzen der Wacholder- und Fichtenbestände haben stets nur einen herabgesetzten Lichtgenuß, in den ersteren beträgt er $\frac{1}{17} - \frac{1}{20}$, in den letzteren $\frac{1}{25} - \frac{1}{30}$, in jungen Beständen sinkt er bis $\frac{1}{50}$ ja auch noch tiefer.

19. Im Frühling assimilieren die Pflanzen in den unbelaubten Baum- und Strauchbeständen sehr lebhaft, ebenso auf den sonnenoffenen Wiesen. Die Entwicklung des Laubes bedeutet für die allermeisten Pflanzen durch geringeren Lichtgenuß eine bedeutende Herabsetzung der Assimilation, welche sich bei den meisten Arten in den stark geschlossenen Beständen so weit erstreckt, daß keine oder sehr wenig Stärke gebildet wird, obgleich dieselben Individuen im Frühling viel davon gebildet haben.

10. Die Pflanzen der Laubwiesen an den sonnenoffenen Plätzen können in den kurzen, lichten, etwas kühlen Sommernächten nicht den ganzen Vorrat von Nahrung aufbrauchen, sondern beginnen ihre Assimilationsarbeit am Morgen mit noch viel Stärke in den assimilierenden Zellen.

11. Mit dem herabgesetzten Nahrungskonsum der Schattenpflanzen folgt unter anderem eine bedeutende Verminderung der Atmungsintensität.

12. Das Frühlingslicht hat nicht nur auf die Ernährungsarbeit, sondern auch auf die Entwickelung des Assimilationsgewebes einen überaus großen Einfluß. Pflanzen, die ihre Fntwickelung bei einem stets herabgesetzten, jedoch nicht besonders niedrigen Lichtgenuß vollziehen, erhalten eine weit geringere Ausbildung des Assimilationsgewebes, als die Pflanzen, welche im Frühling viel Licht genießen, im Sommer aber stark beschattet sind.

13. Die Schattenpflanzen transpirieren in den geschlossenen Haselbeständen weit weniger als die Sonnenpflanzen auf offenen Wiesen; die Unterschiede an heiteren Tagen und unter guten Transpirationsbedingungen erreichen höchst bedeutende Werte.

14. Wenn die Transpirationszahlen auf dieselbe Blattfläche berechnet werden, zeigt es sich, daß in der

Sonne die Pflanzen mit Palisadenzellen am meisten transpirieren, diejenigen aber, welche eine geringere Differenzierung des Blattgewebes zeigen, weit geringer.

Literaturverzeichnis

(Hier sind auch einige Arbeiten angeführt, welche im Texte nicht zitiert sind, beim Ausarbeiten der Abhandlung jedoch angewandt worden sind.)

Acton, E. H. The assimilation of carbon by green plants from certain organic compounds. (Proc. Roy. Soc. Vol. XLVI. pag. 118—121. London 1890.)

Andersson, Gunnar (I). Hasseln i Sverige, fordom och nu. (Sveriges geologiska undersökning. Ser. Ca. No. 3. Stockholm 1902.)

— — (II). Växtlifvet inom öfre Dalarne. Öfre Dalarne, Förr och Nu. Stockholm 1903.

Aubert, E. Nouvel appareil de MM. G. Bonnier et L. Mangin pour l'analyse des gaz. (Revue générale de Bot. Paris. T. III. 1891. pag. 97.)

Beck, Günther A. Flora von Niederösterreich. Erste Hälfte. 1890.

Bergroth, Ossian. Anteckningar om vegetationen i gränstrakterna mellan Åland och Åbo-området. (Acta Soc. pro Fl. et Fauna fennica. Vol. XI. Helsingfors 1895.)

Brown, Horace T. Address to the chemical section of the British Association for the Advancement of Science. Dover 1899. (Ref. Bot. Zeitg. 1900. No. 5. pag. 70—74.)

Brundin, J. A. Z. Bidrag till kännedomen om de svenska fanerogama örternas skottutveckling och öfvervintring. Diss. Uppsala 1898.

Burgerstein, Alfr. Materialien zu einer Monographie, betreffend die Erscheinungen der Transpiration der Pflanzen. (Verh. der k. k. zool.-bot. Gesellsch. in Wien. Teil I. Bd. 37. Quart. IV. Wien 1887. Teil II. Band 39. Quartal III. Wien 1889. Teil III. Wien 1901.)

Büsgen, M. Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena 1897.

Cleve, Astrid. Studier öfver några svenska växters groningstid och förstärkningsstadium. Diss. Uppsala 1898.

Crova. Description d'un hygromètre à condensation interieure. (Journal de Physique. Série II. 1883. pag. 166 und 450.)

Curtis. Some observations on transpiration. (Bullet. Torrey Bot. Club. New-York. Vol. XXIX. 1902.)

Dixon, Henry. Transpiration into a saturated atmosphere. (Proceed. of the Roy. Irish Academy. Ser. III. Vol. IV. No. 5. Dublin 1898.)

Doroféjew, N. Beitrag zur Kenntnis der Atmung verletzter Blätter. (Ber. d. bot. Gesellsch. Berlin 1902. Heft 7. p. 396.)

Drude, Oscar. Deutschlands Pflanzengeographie. (Handbuch zur deutsch. Landes- und Volkskunde.) Stuttgart 1896.

Edlund, E. Handledning vid meteorologiska observationers anställande. 2 dra. uppl. omarb. och tillök, af H. E. Hamberg. Stockholm 1882.

Ekholm, N. Undersökningar i hygrometri. Diss. Uppsala 1888.

Freidenfelt, T. Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. (Flora. Marburg. Bd. 91. Ergänzungsband zum Jahrgang 1902.)

Gain, Ed. Action de l'eau de sol sur la végétation. (Revue génér. de bot. Tome VII. 1895. pag. 15.)

Grevillius, A. Biol.-physionom. Untersuchungen schwed. Haintälchen. (Bot. Ztg. 1894.)

Hamberg, H. E. (I). Klimat. Handbok i Sveriges geografi af Dr. J. F. Nyström. Stockholm 1895. pag. 102—180.

— — (II). Om Skogarnes inflytande på Sveriges klimat. Bih. till Domänstyr. ber. 1 och 2. Ber. 1884. Stockholm 1885. 3. Luftens fuktighet. 1887. 4 Nederbörd och 5 Snötäcke 1895.
— — (III). Klimatet. Uppland. Skildring af land och folk. Band I. Häft 1. Uppsala 1901.
— — (IV). Sveriges klimat. Sveriges Rike. Handbok för det svenska folket utgifven under redaktion af Dr. J. F. Nyström. Ljus förlag. Stockholm 1899.
Hauch og Oppermann. Haandbog i Skovbrug. Kjöbenhavn 1898—1902.
Hedgcock, George. The relation of the water content of the soil to certain plants, principally mesophytes. (University of Nebraska. Bot. Surv. of Nebraska. VI. Studies in the vegetation of the state. II. Lincoln, Nebr. 1902.)
Hemmendorf, Ernst. Om Ölands vegetation. Diss. Uppsala 1897.
Hildebrandsson, Hildebrand. Bulletin mensuel de l'observatoire météorologique de l'université d'Upsal. Vol. XXXI—XXXIII. Upsal 1899—1902.
Hoppe, E. Einfluß der Freilandvegetation und Bodenbedeckung auf die Temperatur und Feuchtigkeit der Luft. (Mitt. a. d. forstl. Versuchswes. Österreichs. XX. Wien 1895. Ref. Meteorol. Zeitschr. Jahrg. XIII. Wien 1896.)
Hult, R. Blekinges Vegetation. Ett bidrag till växtformationernas utvecklingshistoria. (Medd. Soc. pro Flora et Fauna fenn. Helsingfors 1885. 12.)
Häyrén, Ernst. Längszonerna i Ekenäs skärgård. (Geogr. fören. Tidskrift. Helsingfors 1900. No. 5 och 6.)
Höck, F. Laubwaldflora Norddeutschlands. (Forschungen zur deutschen Landes- und Volkskunde.) Stuttgart 1896.
Högbom, A. G. (I). Land och Vatten. Uppland. (Skildring af land och folk. Band I. Häft 1. pag. 1—62.) Uppsala 1901.
— — (II). Om sekulära höjningen af Vesterbottens kust. (Geol. För. Förh. Stockholm 106. Bd. IX. 1887. Häft 1.)
Jost, L. (I). Über die Abhängigkeit des Blattes von seiner Assimilationstätigkeit. (Jahrb. wiss. Bot. Bd. 27. 1895. pag. 403—480.)
— — (II). Über den Einfluß des Lichtes auf das Knospentreiben der Rotbuche. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1894. pag. 188—197.)
Jumelle (I). Influence comparée des anaesthésiques sur l'assimilation et la transpiration chlorophylliennes. (Compt. rend. Acad. sc. Paris. Vol. CXI. 1890. II. pag. 461.)
— — (II). Influence des anaesthésiques sur la transpiration des végétaux. (Rev. génér. Bot. Vol. II. 1890. pag. 417.)
— — (III). Nouvelles recherches sur l'assimilation et la transpiration chlorophylliennes. (Rev. génér. Bot. Vol. III. 1891. pag. 241.)
Jönsson, B. Färgbestämningar af klorofyllet hos skilda växtformer. (Bih. K. Sv. vet. Ak. Handl. Stockholm. Bd. 28. 1902. Afd. III. No. 8.)
Kjellman, F. R. (I). Skandinaviska fanerogamflorans utvecklingshistoriska element. Öfvertr. af föreläsn. Vårt 1896. Uppsala 1886.
— — (II). De nordiska trädens arkitektonik. (Nordisk Tidskrift. Stockholm 1900.)
— — (III). Om Nordens vårväxter. Fören. (Heimdals folkskrifter. 31. Tredje årg. 1895. Uppsala 1895.)
Kosiński, Ignacy. Die Atmung bei Hungerzuständen und unter Einwirkung von mechanischen und chemischen Reizmitteln bei *Aspergillus niger*. (Jahrb. wiss. Bot. Bd. 37. 1901. Heft 1.)
Géneau de Lamarlière. Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil. (Revue générale de Bot. Paris. T. IV. 1892.)
Laurent, Em., et Marchal, Em. Recherches sur la synthèse des substances albuminoides par les végétaux. (Bull. de l'Ac. royale de Belgique. Janvier 1903.)

Lidforss, Bengt. Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora. (Bot. Zentralbl. Cassel. Bd. LXVIII. 1896.)
Lundström, A. N. Förklarande anmärkningar till kartan öfver skogarnes utbredning i Uppland. Uppland. (Skildring af land och folk. Band II. Heft 1. pag. 142—148.) Uppsala 1903.
Mayer, Ad. Über die Atmungsintensität der Schattenpflanzen. (Landwirtsch. Versuchsst. Bd. 40. 1892. pag. 203—216.)
An Malme, Gust. O. Ett exempel på menniskans inflytande på florans utveckling. (Bot. Not. Lund 1891. pag. 112—114.)
Mattson, L. P. R. Botaniska reseanteckningar från Gotland, Öland och Småland. 1893 och 1894. (Bih. K. Sv. Vet. Ak. Handl. Stockholm. Band 21. 1895. Afd. III. No. 8.)
Matthaei, G. L. C. (I). The effect of temperature on carbon dioxide assimilation. (Annals of Botany. 1902. pag. 591—592.)
— — (II). On the effect of temperature on carbon dioxide assimilation. (Proceed. Roy. Soc. 1903. pag. 355—357.)
Meyer, Arth. Über die Assimilationsprodukte der Laubblätter angiospermer Pflanzen. (Bot. Zeitg. Leipzig 1885.)
Müller, P. E. Studien über natürliche Humusformen und deren Einwirkung auf Vegetation und Boden. Berlin 1887.
Müller (Thurgau), H. Die Transpirationsgröße der Pflanzen als Maßstab ihrer Anbaufähigkeit. (Mitteil. der Thurgauischen naturf. Ges. Frauenfeld 1892.) Zitiert nach Burgerstein.
Möller, A. Untersuchungen über ein- und zweijährige Kiefern im märkischen Sandboden. (Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen. 1903. Heft 5 und 6.)
Nadson, Georg. Die Stärkebildung aus organischen Substanzen in den chlorophyllführenden Zellen der Pflanzen. (Arbeiten des St. Petersburgers Naturforschervereins. 1889.)
Nagamatsz. Beiträge zur Kenntnis der Chlorophyllfunktion. (Arbeiten des botanischen Institutes zu Würzburg. Bd. III. 1888.)
Nikitinsky, J. Über die Zersetzung der Huminsäure durch physikalisch-chemische Agentien und durch Mikroorganismen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 37. 1902. pag. 365—420.)
Nilsson, Alb. (I). Om örtrika barrskogar. (Tidskrift för Skogshushållning. Stockholm 1896.)
— — (II). Några drag ur de svenska växtsamhällenas utvecklingshistoria. (Bot. Not. Lund 1899.)
Nordhausen, M. (II). Über Sonnen- und Schattenblätter. (Ber. d. bot. Ges. Jahrg. 21. 1903. Heft 1. pag. 30—44.)
— — (I). Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie. (Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 37. 1901.)
Nordvall, J. F. Om Sveriges skogar. (Föreningen Heimdals folkskrifter. No. 75. Stockholm 1902.)
Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie. Bd. I. Leipzig 1897. Bd. II. Teil I. Leipzig 1901.
Ramann, E. Forstliche Bodenkunde und Standortslehre. Berlin 1893.
Reinitzer, F. Über die Eignung der Huminsubstanzen zur Ernährung von Pilzen. (Bot. Zeitung. 1900. pag. 59.)
Sachs, J. Ein Beitrag zur Ernährungstätigkeit der Blätter. (Arb. des bot. Inst. in Würzburg. Leipzig. Band III. 1884. Heft 1. oder Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. Band I. Leipzig. 1892 zitiert im Texte).
Schimper, A. F. W. (I). Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
— — (II). Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. (Botan. Zeitung. Leipzig 1885.)
Schubert. Über die Ermittelung der Temperatur- und Feuchtigkeitsunterschiede zwischen Feld und Wald. (Meteorol. Zeitschr. Wien. Bd. X. 1893. pag. 451—457.)

Sernander, Rutger (I). Studier öfver den gotländska vegetationens utvecklingshistoria. Diss. Uppsala 1894.
— — (II). Växtvärlden. Uppland. (Skildring af land och folk. Band I. Häftet I.) Uppsala 1901.
— — (III). Den skandinaviska vegetationens utvecklingshistoria. Grundlinjer till föreläsningar. Sommarkurserna i Uppsala. 1895. Uppsala 1895.
— — (IV). Sveriges växtvärld i forntid och nutid. Sveriges Rike. Handbok för det svenska folket af Dr. F. Nyström. Ljus förlag. Stockholm 1900.
— — (V). Die Einwanderung der Fichte in Skandinavien. (Englers Jahrb. für Syst. und Pflanzengeographie. Band 15. 1892. Heft 1.)
— — (VI). Ett Bidrag till kännedomen om Sveriges ekflora. (Bot. Not. 1886. pag. 146.)
Stahl, E. (I). Über den Einfluß des schattigen und sonnigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. (Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Bd. 16. 1883.)
— — (II). Der Sinn der Mycorhizenbildung. (Jahrb. für wissenschaft. Bot. Bd. 34. 1900. Heft 4.)
Stange, B. Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen Pflanzen. (Bot. Zeit. 1892.)
Svedmark, E. Beskrifning till kartbladet Rådmansö. (Sveriges geolog. unders. Ser. Aa. No. 95. Stockholm 1885.)
Svensson, Aron. Zur Kenntnis des ventilierten Psychrometers. Diss. Stockholm 1898.
Törnebom. A. E. Om sandstensbäckenet i Gestrikland. (Geol. För. förh. Band III. 1876—1877. pag. 412—420.)
Warming, Eugen (I). Plantesamfund. Kjöbenhavn 1895.
— — (II). Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse. (Naturhist. Foren. Festskrift. 1884.)
Wiesner, Jul. (I). Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanze. (Arbeit. pflanzenphys. Inst. der k. k. Wiener Universität. Wien. VIII. Sitz.-Ber. der kais. Akad. der Wissenschaften. Math.-Naturw. Classe. Bd. LXXIV. Jahrg. 1876. Heft IV. Nov. 1877.)
— — (II). Grundversuche über den Einfluß der Luftbewegung auf die Transpiration der Pflanzen. (Sitzb. der kais. Akad. der Wiss. Wien. Bd. XCVI. Abt. I. Jahrg. 1887. Nov. 1888.
— — (III). Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. (Ebenda. Bd. CII. Juni 1893.)
— — (IV). Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg (Java). (Ebenda. Abt. I. Bd. CIV. Juli 1895.)
— — (V). Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen im arktischen Gebiete. (Ebenda. Abt. I. Bd. CIX. Mai 1900.)
— — (VI). Untersuchungen über das photochemische Klima von Wien, Cairo und Buitenzorg (Java). (Denkschr. der Mat.-Naturw. Klasse der kais. Akad. der Wissensch. Wien. Band LXIV. 1896.)
— — (VII). Beiträge zur Kenntnis des photochemischen Klimas im arktischen Gebiete. (Ebenda. Band LXVII. 1898.)
— — (VIII). Über die Formen der Anpassung der Blätter an die Lichtstärke. (Biolog. Centralbl. Bd. XIX. 1899. No. 1.)
Winkler, Hans. Untersuchungen über die Stärkebildung in den verschiedenartigen Chromatophoren. (Jahrb. wiss. Bot. Bd. 32. 1898.)
Winkler, Hubert. Pflanzengeograph. Studien über die Formation des Buchenwaldes. Aus dem Königl. bot. Garten zu Diss. 1898.) Breslau 1901.
Voechting, H. Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. (Bot. Zeitung. 1891.)
Wollny, E. Forstlich-meteorologische Beobachtungen. (Meteorol. Zeitschr. Jahrg. 13. 1896. 76—77.)

Giltay, E. Die Transpiration in den Tropen und in Mitteleuropa. II. (Pringsh. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 32. 1898. pag. 477.)

Hilgard, E. W. Über den Einfluß des Kalkes als Bodenbestandteil auf die Entwickelungsgweise der Pflanzen. (Forsch. auf d. Geb. d. agrik. Physik. Hrsg. v. Wollny. Bd. 10. 1898. pag. 185.)

Geneau de Lamarlière. Sur la respiration, la transpiration et le poid sec des feuilles dévéloppées au soleil et à l'ombre. (Compt. rend. Ac. sc. Paris. Vol CXV. 1892. zitiert im Texte pag. 90).

Tafelerklärung.

Tafel IV. Vegetationsbild aus einem Eschenhain auf Skabbholmen. Unter den Bäumen und Sträuchern bemerkt man die Esche, *Rhamnus cathartica*, *Alnus glutinosa*, Bodenvegetation aus *Mercurialis perennis*, *Allium ursinum*, *Stachys silvatica*, *Geranium silvaticum*, *Spiraea ulmaria* bestehend. *Geranium silvaticum* und *Allium ursinum* blühend. Photographische Aufnahme vom Verfasser, 20. Juni 1903.

Tafel V. Vegetationsbild aus einem Haselhain. Im Hintergrunde einige Espenstämme, die sich über die Haselsträucher erhöhen. Bodenvegetation aus *Paris quadrifolia*, *Orobus vernus*, *Geranium silvaticum*, *Milium effusum*, *Rubus saxatilis*, *Ribes alpinum*, *Anthriscus silvestris*. Junge Sprößlinge von *Populus tremula* und *Sorbus aucuparia*. Ström im Kirchspiel Österåker. Photographische Aufnahme v. Verf. Juni 1903.

Tafel VI. Vegetationsbild aus einem Haselhain. Unter den Sträuchern bemerkt man *Lonicera xylosteum*, *Corylus avellana* und *Prunus padus*. Bodenvegetation aus *Allium ursinum* (massenhaft, blühend), *Geranium silvaticum* (blühend), *Melandrium rubrum* (blühend), *Arenaria trinervia* (rechts auf dem Bilde, kleine Blüten), *Milium effusum*, *Solidago virgaurea*, *Geum rivale*, *Polystichum filix mas* u. a. bestehend. Skabbholmen. Photographische Aufnahme v. Verf. 20. Juni 1903.

Tafel VII. Vegetationsbild aus einem Haselhain mit weniger reichem Boden. *Corylus avellana* im Vordergrunde und rechts ein Stämmchen von *Picea excelsa*. Bodenvegetation aus *Geranium silvaticum*, *Orobus vernus*, *Milium effusum*, *Anthriscus silvestris*, *Polystichum filix mas*, *Anemone nemorosa* bestehend. Ström im Kirchspiel Österåker. Photographische Aufnahme v. Verf. 25. Juni 1903.

Tafel VIII. Vegetationsbild von einer sonnenoffenen Wiese auf Skabbholmen. Bodenvegetation aus *Geranium silvaticum*, *Convallaria majalis*, *Achillea millefolium*, *Polygonatum officinale*, *Cirsium heterophyllum*, *Anthriscus silvestris* bestehend. Photographische Aufnahme v. Verf. 20. Juni 1903.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.





Verlag von ***Gustav Fischer*** *in* ***Jena.***

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.





Verlag von ***Gustav Fischer*** *in* ***Jena.***

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.





*Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena**.*





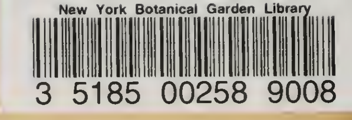
*Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.*



Druck von Gebauer-Schwetschke Druckerei u. Verlag m. b. H., Halle a. S







New York Botanical Garden Library
3 5185 00258 9008

